АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
-9 JUN 1955
SERIAL Eu. 447
SEPARATE

EXD

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

том XXXIV, вып. 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1955

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, чл.-корр. АН СССР В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

1955

ТОМ XXXIV март—апрель ВЫПУСК 2

Адрес редакции:

Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,

Издательство Академии наук СССР,

Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

Entomological problems connected with the new system of soil culture

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ, СВЯЗАННЫЕ С НОВОЙ СИСТЕМОЙ ОБРАБОТКИ ПОЧВ[1]

М. С. ГИЛЯРОВ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

В процессе хозяйственной деятельности, в первую очередь сельскохозяйственной, происходит сознательная перестройка человеком естественных биоценозов путем введения в культуру и возделывания культурных растений, путем проведения мер борьбы с вредителями, направленных на уничтожение или подавление численности вредных видов насекомых и т. д.

Но в то же время на этом сознательно и активно меняемом человеком фоне происходит и стихийное изменение компонентов биоценозов, происходит формирование так называемых «вторичных», «искусственных» или «культурных» (по терминологии разных авторов) биоценозов.

О том, что формирование вторичных биоценозов представляет совершенно закономерный процесс, свидетельствует, например, постоянство соотношения численности групп и видов насекомых в биоценозах различных, территориально удаленных друг от друга пшеничных полей в условиях Заволжья (Бей-Биенко, 1939) или еще ярче — формирование аналогичных комплексов растительноядных насекомых — вредителей пшеничных полей в Палеарктике и Неарктике за счет экологически сходных викарирующих (обычно и систематически близких) видов (Гиляров, 1943).

Одним из основных условий среды, влияющих на этот стихийный процесс приспособления разных видов животных, в первую очередь насекомых и других беспозвоночных, к обитанию на обрабатываемых землях, на сравнительную численность разных видов насекомых, на повреждаемость вредными видами культурных растений, является обработка почвы, характер этой обработки, система и тип обработки.

Наши наиболее опасные для сельскохозяйственных культур вредные насекомые — это виды, приспособившиеся не только к питанию возделываемыми растениями, но и к той системе обработки почвы, которой сопровождается возделывание той или иной культуры (Гиляров, 1945).

Отход от залежно-переложной системы, например, привел к тому, что кобылки (в частности, сибирская — Gomphocerus sibiricus) во многих местностях утратили свое значение как экономически значимые вредители. Не имеют теперь значения и такие спутники залежной системы земледелия в нашей черноземно-степной полосе, как земляные усачи (рода Dorcadion). Замена бессменной культуры пшеницы и «трехполки» правильными севооборотами резко снизила на юге УССР численность хлебных жуков (рода Anisoplia), хлебной жужелицы (Zabrus tenebrioides) и т. д.

---

[1] Доложено на заседании секции экологии беспозвоночных (4 декабря 1954 г.) и на пленарном заседании (10 декабря 1954 г.) III Экологической конференции в Киеве.

С другой стороны, переход к более интенсивной и прогрессивной системе обработки почв не только не подавляет численности вредителей, но даже способствует размножению некоторых видов, как, например, свекловичного долгоносика (Bothynoderes punctiventris), в отношении которого наш лучший знаток этого вредителя Е. В. Зверезомб-Зубовский (1928) писал, что «взрослый жук не боится в сущности никакой вспашки, а личинки в обрабатываемой почве находят оптимальные условия для своего существования». В. П. Поспелов (1905) еще полвека назад указывал, что, «разрыхляя и вентилируя почву, хозяева обеспечивают доступ в почву кислорода воздуха, необходимого для дыхания личинок, дезинфицируют почву от паразитических грибков и облегчают личинке возможность передвижения в земле в поисках за пищей, в процессе линьки и т. д.». В условиях самой высокой агротехники не только в передовых колхозах и совхозах, но даже на полях опытных станций свекловичный долгоносик и в настоящее время является серьезным фактором снижения урожайности, так как он прекрасно приспособился к режиму, создающемуся в почве при современной системе обработки.

Естественно, что изменение характера обработки почвы приводит к глубоким изменениям в энтомокомплексе биоценозов наших полей, к изменению численности отдельных видов (а следовательно, и повреждаемости растений), так как известно, что 95—98% видов насекомых в тот или иной период своей жизни связаны с почвой.

В настоящее время в различных естественно-исторических районах нашей страны на больших площадях внедряется для широких производственных испытаний новый метод обработки почвы, разработанный в Шадринском районе Курганской области колхозным ученым-новатором Т. С. Мальцевым. Долг зоологов, работающих по вопросам, связанным с защитой растений,— дать прогноз тех изменений численности вредных насекомых и других вредителей и повреждаемости ими возделываемых растений, которые могут произойти в результате применения новой системы обработки почвы.

Для всесторонней оценки нового агротехнического приема очень важно знать его влияние на повреждаемость возделываемых растений вредными насекомыми.

При этом следует всегда иметь в виду, что ни одно агротехническое мероприятие не применяется на основании только энтомологической его оценки. Критерием для оценки является урожайность тех или иных культур, ради которых вводится данное агротехническое мероприятие, общее плодородие почвы, находящее выражение в урожае. Хорошо, например, известно, что если подходить к оценке сроков посева озимых культур в отношении повреждаемости гессенской мушкой (Mayetiola destructor), то оказывается, что «поздние сроки посева озимых хлебов с экологической точки зрения следует признать наиболее действенной мерой борьбы с гессенской мухой» (Знаменский, 1926). Однако озимые поздних сроков посева, особенно в засушливых условиях, мало кустятся, недостаточно окрепшими уходят в зиму и дают пониженный урожай. Поэтому на практике приняты не наиболее поздние сроки, а сроки, рекомендуемые Министерством сельского хозяйства, которые по общему конечному влиянию на урожай являются наилучшими.

Когда в наших северных нечерноземных районах широко вводилась травопольная система земледелия, было хорошо известно, что в этих условиях клеверный клин закономерно способствует повышению численности личинок щелкунов рода Agriotes, личинок долгоножек и других вредителей (Ярославцев, 1930; Гиляров 1940, 1942; Григорьева, 1940). Критериями, определившими целесообразность введения травопольной системы, были показатели повышения общего плодородия почвы, улучшения ее структуры и в конечном итоге — повышения урожайности культур севооборота.

Система Т. С. Мальцева будет широко и последовательно внедряться в том или ином естественно-историческом районе, если она в данных условиях будет агрономически выгодной, если она будет давать повышение урожая сельскохозяйственных культур.

Задача энтомологов — установить те неблагоприятные в отношении повреждений насекомыми последствия, которые могут быть связаны с новой системой обработки, и привлечь к ним внимание агрономических работников, для того чтобы принять меры к предотвращению и устранению снижения урожайности возделываемых растений от повреждений вредителями.

Сам Т. С. Мальцев справедливо предупреждает о необходимости всесторонней оценки его системы в районах, отличающихся по природным условиям от Зауралья, где эта система была им испытана.

Пока еще нет данных о влиянии метода Т. С. Мальцева на вредных насекомых (Мальцев, 1954, стр. 208).

При рассмотрении задач, стоящих перед энтомологами при внедрении новой системы обработки почвы, приходится исходить из общих экологических особенностей вредных насекомых.

Во всей нашей монографической, справочной и учебной литературе по борьбе с насекомыми, вредящими полевым культурам, в качестве основного агротехнического мероприятия, лимитирующего их численность, указывается вспашка (с оборотом пласта), особенно глубокая зяблевая вспашка и глубокие вспашки в процессе обработки паровых полей (Щеголев, Знаменский, Бей-Биенко, 1937; Щеголев, 1938, 1949, и др.). При обороте пласта живущие у поверхности почвы насекомые оказываются запаханными на большую глубину, что не только затрудняет их выход, но и помещает их в не свойственные им условия влажности, температуры и аэрации. Наоборот, насекомые, обитающие на большей глубине (личинки щелкунов, пластинчатоусых), вместе с выворачивающимся пластом попадают на поверхность, где подвергаются губительному для них действию солнечных лучей, иссушению и поедаются птицами. Именно прием оборота пласта является исключенным при обработках почвы по методу Т. С. Мальцева.

Насекомых, на которых непосредственно не влияет изменение характера обработок почвы, сравнительно мало. Это те виды, которые после вегетации культурного растения мигрируют с полей. Таковы вредная черепашка (Eurygaster integriceps) и остроголовые клопы (Aelia), улетающие после уборки зерновых под полог леса, таковы отчасти земляные блошки (Halticini), уходящие на обочины полей, таковы мигрирующие на древесную растительность двудомные виды тлей, например черемухо-овсяная (Siphonaphis padi), улетающая с посевов овса на черемуху, свекловичная (Aphis fabae), улетающая со свеклы на бересклет и калину и др. Численность таких видов с переходом на систему обработки почвы по методу Т. С. Мальцева не изменится. Численность же большинства полевых вредителей в той или иной мере контролируется вспашками с оборотом пласта. Так, еще по классическим работам И. В. Васильева (1914) известно влияние майской двойки паров в период окукливания кузьки (Anisoplia austriaca) на снижение численности этого вредителя на юге Украины. В средней полосе зяблевые вспашки с оборотом пласта являются основным фактором снижения численности личинок щелкунов 1-го года на полях, выходящих из-под зерновых культур, на которых в основном происходит концентрация жуков в период яйцекладки (Гиляров, 1940, 1941). С переходом к обработкам без отвала пласта возможно повышение численности развивающихся в почве этих и других групп вредных насекомых с многолетним циклом развития.

Массовое размножение многих видов насекомых, не развивающихся в почве, но уходящих в почву на зимовку, подавляется глубокими зяблевыми вспашками. К этим насекомым следует отнести в первую очередь

такого опасного вредителя, распространенного в свеклосеющих и более сухих степных районах, как луговой мотылек (Loxostege sticticalis), бабочки которого не вылетают из глубоко запаханных коконов. Обязательные глубокие зяблевые вспашки, проводимые на больших территориях полей севооборотов колхозов и совхозов, настолько обеспечили подавление численности этого вредителя, что с середины 30-х годов вспышки массовых его размножений не имеют места. При новой системе безотвальной обработки почвы можно ожидать постепенного нарастания численности лугового мотылька.

Это же относится к таким вредителям, как хлопковая совка (Heliothis obsoleta), люцерновая совка (Chloridea dipsacea), совка-гамма (Plusia gamma) и другие листогрызущие совки, гусеницы которых окукливаются неглубоко в почве, а перезимовка протекает в стадии куколки,— при отсутствии оборота пласта создаются предпосылки для их массового размножения.

Некоторые вредители, как, например, скрытнохоботники (Ceuthorrhynchus), связанные с крестоцветными культурами, и многие другие вредные жуки, окукливающиеся на небольшой глубине, при глубокой зяблевой вспашке оказываются погруженными в глубокий слой почвы, помещенными в условия влажности и аэрации, не отвечающие их требованиям. Условия для их дальнейшего развития неблагоприятны, а выход жуков из почвы затруднен. При обработке по методу Т. С. Мальцева подобные вредители также могут сильнее размножаться.

Несомненно, что вспашки с оборотом пласта сдерживают размножение уходящих на длительный срок в почву мелких вредных насекомых — трипсов, в частности, например, пшеничного трипса (Haplothrips tritici). При новой системе обработки численность трипсов может резко возрасти.

Насекомые, обитающие в поверхностных слоях почвы, при вспашке без оборота пласта по системе Т. С. Мальцева могут встретить благоприятные условия для своего развития; это относится даже к таким устраненным зяблевыми вспашками вредителям, как пырейные огневки (Crambus luteellus, C. jucundellus).

При отсутствии зяблевой вспашки можно ожидать более благоприятных условий для массового размножения вредителей, зимующих в пожнивных остатках, например шведской мухи (Oscinosoma frit), гессенской мухи (Mayetiola destructor), хлебного пилильщика (Cephus pygmaeus) и др. Подобные вредители могут найти благоприятные для развития условия при обработке почвы по методу Т. С. Мальцева, так как осенью они не будут при обработке попадать на большую глубину и после зимовки им обеспечен легкий вылет [2]. К таким объектам относятся и некоторые немигрирующие тли, зимующие яйца которых на полях, не перепаханных под зябь, весною могут нормально развиваться. Метод Т. С. Мальцева может привести к большому размножению и этих насекомых.

В отношении многих грибных заболеваний возникает также повышенная угроза. Так, например, ржавчинные грибы могут получить более благоприятные условия для своего развития, особенно если учесть, что не только телейтоспоры, но и уредоспоры многих ржавчинных грибов способны к перезимовке.

Это те отрицательные стороны, к встрече с которыми при широком внедрении системы Т. С. Мальцева должны быть готовы работники по защите растений.

Но всякий агротехнический прием, конечно, имеет не только отрицательные, с энтомологической точки зрения, но и положительные стороны. Необходимо остановиться на этих, с энтомологической точки зрения, положительных сторонах обработки почвы по методу Т. С. Мальцева.

---

[2] Об этом свидетельствуют экспериментальные данные Е. В. Клокова (Украинск. н.-иссл. ин-т зернового хоз-ва), доложенные им на III Экологической конференции.

Особое внимание на них обратил на состоявшемся в Ленинграде в ноябре 1954 г. планово-методическом совещании при Институте защиты растений В. Н. Щеголев, который подчеркнул, что мы, привыкнув уже к обычной в нашей сельскохозяйственной практике обработке почвы с оборотами пласта, не учитываем отрицательного влияния обработки почвы с оборотами пласта при обычной нашей вспашке на насекомых, гораздо более чувствительных к этим мероприятиям, чем вредные виды, а именно — на различных энтомофагов, насекомых-паразитов и, в частности, яйцеедов.

Численность даже таких вредителей, как свекловичный долгоносик, может контролироваться паразитами [на Украине П. М. Громаковым (1940) был изучен и описан яйцеед свекловичного долгоносика]. Столь мелкие, нежные насекомые, как яйцееды, в значительной степени уничтожаются оборотами пласта; по мнению В. Н. Щеголева, при обработке свекляниц по методу Т. С. Мальцева, не исключена возможность столь сильного повышения численности яйцееда, что он будет лимитировать численность и вредную деятельность свекловичного долгоносика. То же относится ко всем формам перепончатокрылых и двукрылых паразитов, которые более нежны по своей организации, с большим трудом выходят на поверхность почвы и поэтому, естественно, при обработке почвы страдают больше, чем их хозяева — вредные насекомые.

С этими благоприятными сторонами также необходимо считаться энтомологам, предвидя возможность того, что эффективное действие ряда паразитов при обработках по Т. С. Мальцеву окажется значительно выше, чем наблюдаемое в условиях нашей привычной обработки с оборотом пласта. Когда на больших площадях зе́мли будут обрабатываться по новому методу, который обеспечит возможность беспрепятственного вылета из почвы ряда энтомофагов, эти полезные насекомые смогут сдерживать размножение многих вредных видов [3].

Нельзя, однако, излишне оптимистически оценивать перспективы возможной эффективности энтомофагов. В условиях монокультуры самых разнообразных древесных пород (например, различные саженые леса) деревья часто нацело объедаются большим количеством вредителей, хотя оборота пласта почвы под пологом лесонасаждения нет и обработки почвы не лимитируют размножения энтомофагов. Известно также, что при полном отсутствии обработок почвы на лугах массовая численность насекомых-вредителей очень часто делает невозможным сбор урожая семян луговых трав. Поэтому всецело рассчитывать на положительное влияние отсутствия оборота пласта с точки зрения повышения деятельности энтомофагов нельзя, хотя в некоторых случаях, возможно, при безотвальной обработке почвы и повысится эффективность различных энтомофагов.

Можно ожидать также положительного влияния системы обработки почвы по Т. С. Мальцеву на численность важной группы опылителей — одиночных пчел, уничтожаемых при обработке с оборотом пласта.

При оценке положительного значения новой системы обработки почв, предложенной Т. С. Мальцевым, нельзя забывать и о том, что безотвальная вспашка будет способствовать вообще повышению численности всех групп почвообитающих беспозвоночных, общему подъему биологической активности почв, в результате чего будут последовательно повышаться аэрация и водопроницаемость почвы и улучшится ее структура (Гиляров, 1953).

Данные, накопленные работниками по почвенной зоологии, не позволяют соглашаться с высказыванием В. Р. Вильямса, на которое ссылается Т. С. Мальцев (Мальцев, 1954, стр. 25), говоря: «Кроме бактериального и грибного преобладающего полезного населения, почвы кишат и безусловно вредным зоологическим населением. Инфузории, амебы, коло-

---

[3] Возможно, в частности, повышение эффективности паразитов вредной черепашки.

вратки, низшие рачки и так называемые «простейшие» (Protozoa) — все питаются бактериями и приносят в почве исключительный вред»[4].

В настоящее время доказано положительное влияние почвенных многоклеточных беспозвоночных на бактериальную флору, на фиксацию азота, на нитрификацию, на процессы минерализации и гумификации. Вопрос о роли простейших также решается не столь безоговорочно, как в приведенной цитате.

Севообороты, которые предлагает проводить Т. С. Мальцев,— короткие, четырехпольные (в основном) и пятипольные. Такие севообороты могут оказаться опасными в отношении размножения, например, злаковых мух. Нужно учесть, что сам Т. С. Мальцев работал только с яровыми пшеницами и потому в условиях его обработок почвы чередование культур не обеспечивало перезимовки злаковых мух. В тех же районах, где основной урожай зерновых дают озимые культуры, чередование культур в таких коротких севооборотах также может способствовать повышению численности этих вредителей. К этому энтомологам нужно быть готовыми.

Энтомологическая оценка, характеристика той угрозы, которую представляют вредители при внедрении той или иной агротехнической системы, не имеет самодовлеющего значения, не может повлиять на решение вопроса о том, целесообразно ли введение данной системы, перспективно ли ее введение или нет. Решать будет тот показатель, который является решающим для всех сельскохозяйственных приемов,— урожай культурных растений.

Возможная угроза от увеличения численности вредителей, на которую выше указывалось, должна мобилизовать наше внимание на то, чтобы принять все меры и найти способы исключить снижение урожая в результате вредной деятельности различных насекомых. Если, например, в данном районе система Т. С. Мальцева будет давать повышение урожая, но при этом количество злаковых мух будет повышаться, необходимо будет направить внимание энтомологов на нахождение таких методов борьбы со злаковыми мухами, которые заменят в этом отношении действие зяблевой вспашки, как, например, выжигание или химическая обработка стерни.

В настоящее время почти нет таких областей, где не испытывалась бы на больших площадях система Т. С. Мальцева. Долг и задача энтомологов — проверить, каким образом на этих площадях изменяется динамика численности вредных насекомых. Прежде всего необходимо выявить, что происходит с комплексом насекомых (полезных и вредных) в этих условиях и дать объективную всестороннюю оценку того режима, который складывается в почве на участках, обрабатываемых по Т. С. Мальцеву, по сравнению с теми участками, которые обрабатываются по старым методам, выяснить различия условий в почве — в той среде, где развивается, окукливается, зимует или укрывается большинство вредных насекомых. Это совершенно необходимо для того, чтобы вполне отчетливо представить себе, какие изменения энтомофауны произойдут в дальнейшем при широком внедрении новой системы обработки почвы без оборота пласта.

---

[4] Для читателей «Зоологического журнала» очевидна неправильность приведенной цитаты, с точки зрения зоологии (противопоставление амеб и инфузорий простейшим, утверждение, что почва кишит низшими рачками). В. Р. Вильямс не был зоологом, поэтому этот упрек следует отнести целиком в адрес редакторов его курса «Почвоведение». Еще после выхода 4-го издания в 1939 г. я обращался с указаниями на подобные ошибки в Сельхозгиз. Однако и 6-е издание «Почвоведения» В. Р. Вильямса пестрит теми же грубыми ошибками, тем более досадными, что пособием пользуются студенты. Так, на стр. 464 6-го издания пишется, что «сильно распространен плоский (Platyhelmintos) бычий солитер, цепень, печеночник (Nematodes) овцы, финоз и трихиноз свиньи и аскаридоз» (!). На таблице на стр. 361 изображенные жгутиковые названы коловратками. Неудовлетворительная редакционная подготовка «Почвоведения» В. Р. Вильямса может быть иллюстрирована и такой цитатой: «По новейшим воззрениям углеводы представляют сложные эфиры фосфорной кислоты» (В. Р. Вильямс, Почвоведение, изд. 6-е, 1949, Сельхозгиз, М.).

Вопрос о внедрении системы Т. С. Мальцева тесно связан с проблемой освоения целинных земель, так как данный метод будет применяться и в этих целях.

При внедрении новой системы обработки почв важно в первую очередь всесторонне ее оценить, заранее предугадать ее отрицательные стороны, для того чтобы своевременно найти способы их устранения.

Привлечь внимание энтомологов к изучению динамики численности насекомых, к выяснению условий их развития и к разработке мер борьбы с ними при системе обработки почвы, рекомендуемой Т. С. Мальцевым, совершенно необходимо, поскольку размножение большого количества видов вредных полевых насекомых подавляется в настоящее время ежегодными вспашками с оборотом пласта — агротехническим приемом, отсутствующим в новой широко испытываемой системе.

Литература

Бей-Биенко Г. Я., 1939. О районировании сельскохозяйственных культур по комплексам вредителей, Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, вып. 3.

Васильев И. В., 1914. Краткие сведения о хлебном жуке, Тр. бюро прикл. энтомол., т. 7, № 2.

Вильямс В. Р., 1939. Почвоведение, изд. 4-е, Сельхозгиз, М.— 1949. То же, изд. 6-е.

Гиляров М. С., 1940. О причинах повышения проволочников на клеверищах, Вестн. техн. культур, № 3.— 1941. Локализация щелкунов в период яйцекладки на полях севооборотов, ДАН СССР, т. 31, № 7.— 1942. К энтомологической оценке севооборотов для кок-сагыза, Докл. ВАСХНИЛ, № 3.— 1943. Параллелизм в формировании энтомоценозов злаковых полей в Восточной Европе и Северной Америке, ДАН СССР, т. 38, № 1.— 1945. Основные особенности вредных насекомых, приспосабливающихся к полевым севооборотам, там же, т. 47, № 3.— 1953. Фауна почв и задачи почвенной зоологии. Вестн. АН СССР, № 8.

Григорьева Т. Г., 1940. Динамика проволочников на фоне ротации культур, Вестн. защиты раст., № 3.

Громаков П. М., 1940. Яйцеїд бурякового довгоносика, Доповіді АН УРСР, № 5.

Зверезомб-Зубовский Е. В., 1928. Насекомые, вредящие сахарной свекле, изд. ССУ Сахаротреста, Киев.

Знаменский А. В., 1926. Насекомые, вредящие полеводству, ч. 1, Тр. Полтавск. с.-х. опыт. станции, вып. 50.

Мальцев Т. С., 1954. Всесоюзное совещание в колхозе «Заветы Ленина», Стеногр. отчет, Сельхозгиз, М.

Панков А. М., 1921. Землерои и их роль в почвообразовании, Вестн. опытн. дела средн. черноземной обл., № 5—6.

Поспелов В. П., 1905. Ведом. сахарн. пром., № 1—3 (цит. по Е. В. Зверезомб-Зубовскому).

Щеголев В. Н., 1938. Агротехнические методы защиты полевых культур от вредных насекомых и болезней, Л.— 1949 (ред.). Сельскохозяйственная энтомология, Сельхозгиз, М.— Л.

Щеголев В. Н., Знаменский А. В., Бей-Биенко Г. Я., 1937. Насекомые, вредящие полевым культурам, М.— Л.

Ярославцев Г. М., 1930. Влияние клеверного клина в севообороте на размножение вредителей, Защита раст., т. 4, № 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ГЁТЕ КАК МОРФОЛОГ

И. И. КАНАЕВ

Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР

...Всякое действительное, исчерпывающее познание заключается лишь в том, что мы в мыслях поднимаем единичное из единичности в особенность, а из этой последней во всеобщность; заключается в том, что мы находим и констатируем бесконечное в конечном, вечное — в преходящем.

Ф. Энгельс, Диалектика природы, 1952, стр. 185

Alle Glieder bilden sich aus nach ew'gen Gesetzen,
Und die seltenste Form bewahrt im geheimen das Urbild.

Goethe, Metamorphose der Tiere[1]

В 1784 г., 170 лет назад, Гёте написал свое первое научное сочинение — статью под названием «Опыт из сравнительной остеологии: межчелюстная кость верхней челюсти имеется у человека, как и у остальных животных». Постараемся вспомнить, какое место занимает эта статья в научном творчестве Гёте и в истории науки вообще.

Научная деятельность Гёте была очень многообразна. Он работал над вопросами физики и химии, минералогии, геологии и метеорологии, ботаники, зоологии, физиологии и других дисциплин естественных наук, не говоря о гуманитарных науках. Это происходило не в результате разбросанности его интересов, а вследствие движения различными путями и разными методами к решению одной грандиозной проблемы — познанию природы в ее единстве. «Природа, какой бы многообразной она ни являлась, все же всегда остается единой, единством,— сказал Гёте,— и потому, когда она частично проявляется, то все остальное должно служить основой этого, должна быть связь этого явления со всеми остальными».

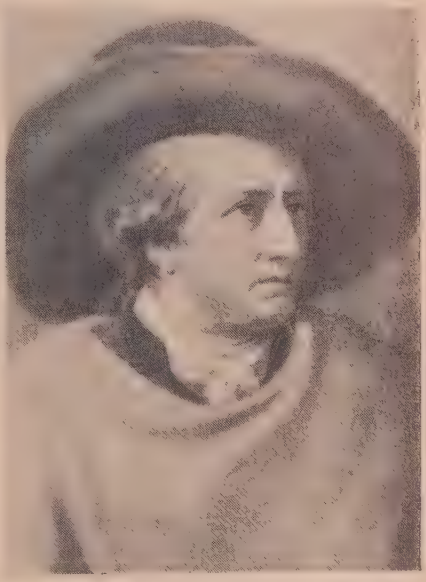
Чуждаясь метафизики и мистики, Гёте не стремился построить какую-нибудь натурфилософскую систему, как, например, это делал Шеллинг. Гёте хотел глубже и вернее знать природу такой, как она есть в действительности, без «антропоморфических» искажений. «У меня нет системы,— писал он в одном из писем 1786 г.,— и я ничего не хочу, кроме правды ради нее самой». В этом стремлении Гёте несомненно близок к материалистическому миропониманию, которое, по Энгельсу, «означает просто понимание природы такой, какова она есть, без посторонних прибавлений» (Маркс и Энгельс, Соч., т. XIV, стр. 651). В этом основа упорного «реализма» Гёте, которого он неуклонно держался в эпоху расцвета идеалистической философии в Германии, в эпоху Канта, Фихте, Шеллинга, Гегеля и др. Этот «реализм» Гёте, которым проникнуто все его творчество, высоко ценил Энгельс. «То, что Гёте мог высказать лишь непосред-

---

[1] Все члены образуются по вечным законам,
И самая редкая форма сохраняет втайне прообраз.
Гёте, Метаморфоз животных

ственно, т. е. в известном смысле „пророчески“, то развито и доказано в новейшей немецкой философии»,— писал Энгельс в 1844 г. (Маркс и Энгельс, Соч., т. II, стр. 345), имея, очевидно, в виду философию диалектического материализма.

Реализм Гёте основывался на непоколебимом убеждении его в том, что «чувства не обманывают», что посредством их познается реальный, объективный мир. Естествознание было главной и любимой школой реализма великого мыслителя и поэта. Вот характерное высказывание, отражающее эту мысль: «Естествознание так человечно, так правдиво, что я желаю удачи каждому, кто отдается ему... Оно так ясно доказывает, что самое великое, самое таинственное, самое волшебное протекает так последовательно, просто и открыто и без всякой магии; должно же оно исцелить, наконец, бедных невежественных людей от жажды туманного, сверхъестественного...».



Гёте в Италии в 1786 г. Фрагмент картины Тишбейна

Внешний мир Гёте воспринимал главным образом посредством глаз. Он прежде всего видел мир, его образы, формы, цвета в их постоянной динамике. Его мышление было «предметным», и даже самые общие идеи имели у него образный характер. Вероятно, в связи с этим и в естествознании Гёте продуктивнее всего работал в области двух наук: учения о форме организмов — морфологии и учения о цвете — «хроматике», вернее физиологии цветового зрения. И не случайно, повидимому, Гёте, еще со студенческих лет интересовавшийся различными естественными науками, для самостоятельной исследовательской работы выбрал тему из сравнительной анатомии, т. е. морфологической дисциплины.

Когда Гёте написал вышеназванную статью о межчелюстной кости у человека и впервые выступил в качестве ученого, ему было уже 35 лет. Он был тогда министром Веймарского княжества и прославленным писателем (автором романа «Страдания молодого Вертера», ряда драм и стихотворений). Современники не скоро научились ценить его как ученого. «Больше полувека известен я на родине и за ее пределами как поэт,— писал Гёте уже в старости,— ...а что я с большим вниманием усердно изучал природу, ее общие физические и органические феномены, и постоянно со страстью проводил серьезные наблюдения, это еще далеко не стало общеизвестно и еще менее внимательно обдумывалось». Эти слова сохранили известную силу и до наших дней, даже для некоторых ученых-специалистов. Не удивительно, что когда Гёте, не будучи профессиональным ученым, выступил на научном поприще, его работа была отвергнута большинством «цеховых» ученых, а его научные искания были так же мало поняты ими, как стремления Фауста Вагнером.

При первых же попытках напечатать свою статью Гёте столкнулся с этим непониманием, тем более, что статья сама имела боевой, новаторский характер, как видно уже из ее названия. Дело в том, что ученые той эпохи считали, что парная межчелюстная кость (Os intermaxillare, или praemaxillare), находящаяся в середине верхней челюсти, между верхне-

челюстными костями, и несущая верхние резцы, имеется у всех млекопитающих, а у человека будто бы отсутствует и что в этом заключается одно из отличий человека от обезьяны.

Гёте, уже в то время думавший о единстве типа строения животных, никак не мог примириться с мыслью, что у человека есть резцы, как у животных, а нет кости, к которой они прикрепляются. Занимаясь анатомией под руководством иенского профессора Лодера, отчасти в связи с интересом к физиогномике, отчасти — с вопросами рисования человеческого тела, Гёте, заинтересовавшись межчелюстной костью, стал сравнивать черепа животных и человека, а также черепа детей, эмбрионов и

Межчелюстная кость животных и человека (из рисунков к статье Гёте, напечатанной в «Acta» Леопольдинской Академии в 1831 г.)

a—b — обезьяны, *c* — волка, *d* — человека

аномалии развития лицевого черепа. Он установил, что межчелюстная кость у человека несомненно имеется, но что у взрослого человека она срастается с верхней челюстью так, что становится незаметной. Методически эта небольшая работа Гёте выполнена так убедительно, что вызывает восхищение и современных нам специалистов (Cole, 1944). Иначе отнеслись к ней анатомы эпохи Гёте (Блуменбах, Кампер, отчасти Зёммеринг и др.). Они отвергли ее, и Гёте пришлось долго и упорно добиваться признания своего открытия. Из-за этого статья Гёте не была своевременно напечатана, она увидела свет только в 1820 г. в одном из сборников «К морфологии», которые Гёте издавал в 1817—1824 гг., и вторично вышла при жизни Гёте в 1831 г. в «Acta» Леопольдинской Ака-

демии наук с отличными гравюрами (см. рисунок) — запоздалая дань признания заслуги Гёте официальной немецкой наукой.

Мы не можем здесь останавливаться на длинных спорах о том, что открытие Гёте на самом деле не было открытием, так как межчелюстная кость у человека уже была описана до него многими анатомами, в частности почти одновременно с ним Вик д'Азиром, и т. д. Убедительные исследования вопроса о приоритете Гёте Ганзена, Франца, Магнуса и др. показывают, что Гёте вполне самостоятельно пришел к этому открытию и что существенным является не столько самый факт существования этой кости у человека, сколько принципиальное значение этого факта в ту эпоху, а также та положительная роль, какую данное открытие сыграло для развития идей Гёте о типе и метаморфозе, о которых речь будет дальше. Гёте продолжал, невзирая на неуспех своего открытия в научном мире, изучать межчелюстную кость у животных и описал ее у некоторых позвоночных до рыб включительно, а также гомологировал резцы у некоторых млекопитающих.

Одновременно Гёте работал над растениями, также в сущности развивая идею о единстве типа на этом материале. В результате его ботанических работ была написана и вышла в свет в 1790 г. небольшая книга «Опыт объяснения метаморфоза растений». Это, собственно, единственная морфологическая работа Гёте, которая была напечатана вскоре после ее написания и которая могла поэтому повлиять на современную науку. Вначале учение Гёте не было понятно, потом извращалось на разные лады (например, Ал. Брауном и др.) и т. д. Живой смысл взглядов Гёте, изложенных в этой брошюре, в основном сохранился до наших дней. К. А. Тимирязев прямо пишет: «Полное значение сохранило в науке учение Гёте о метаморфозе растений». И действительно, во всех учебниках ботаники основная мысль этой, ставшей классической, работы, что элементы цветка — видоизмененные листья, излагается до сих пор. Положительное влияние этой «книжечки» Гёте можно проследить в течение XIX в. (Schonewille, 1941), и некоторые открытия последнего времени подтверждают правильность идей Гёте о метаморфозе растений (Arber, 1950). История показала, что Гёте в книге о метаморфозе растений опередил науку своей эпохи на десятки лет.

Многообразная кипучая деятельность Гёте мешала ему подолгу и систематически заниматься наукой. Его работы по метаморфозу растений остались незаконченными. В архиве Гёте, ставшем доступным исследователям лишь в конце прошлого века, сохранились многочисленные фрагменты статей, конспекты и планы намеченных работ, записи экспериментов в оранжереях по влиянию различных условий среды на развитие формы и окраски растений, наброски экологических наблюдений и т. д. Бо́льшая часть этих материалов была напечатана сравнительно недавно, на грани XX в., в веймарском издании сочинений Гёте и свидетельствует об огромном размахе его научного творчества.

В том же 1790 году, когда Гёте напечатал свою книгу о метаморфозе растений, он начал писать статью под названием «Опыт о форме тела животных». Эта статья осталась незаконченной, но идея о едином типе животных и принцип гомологий, о котором он впервые говорит в этой статье, нашли дальнейшее развитие в двух более крупных его работах ближайших лет. Это «Первый набросок общего введения в сравнительную анатомию, исходящую из остеологии» (1795) и «Лекции», в которых развиваются вопросы «Первого наброска» (1796).

К сожалению, и эти две работы, тоже незаконченные, своевременно не были опубликованы и появились в свет значительно позже, в сборниках «К морфологии», как и короткая статья «О позвоночной теории черепа».

Это объясняется тем, что научные идеи Гёте все еще не находили признания в кругах специалистов 90-х годов XVIII в., и потому Гёте откладывал публикацию своих новых работ. Лишь некоторые исключительные умы

могли оценить новаторские идеи Гёте и продуктивно использовать их в своей работе, как, например, А. Гумбольдт, применивший идею метаморфоза к изучению флоры Южной Америки. Только в конце первой четверти XIX в., когда появилось новое поколение ученых (Карус, Мюллер и др.), пошедшее по путям, намеченным Гёте, он с опозданием на четверть века опубликовал некоторые из работ 90-х годов — периода расцвета его морфологической мысли. В сборниках «К морфологии», о которых уже упоминалось, он напечатал, кроме этих старых материалов, еще ряд автобиографических статей о своих научных исследованиях, очень интересных для истории науки, дидактические стихотворения о метаморфозе растений и животных с целью популяризации своих идей, рецензии на работы современников, например на остеологические альбомы д'Альтона, которыми он восхищался и т. д. Последней морфологической работой Гёте была большая статья о знаменитом споре Сент-Илера с Кювье 1830 г. Вторая часть статьи была закончена за несколько недель до смерти Гёте, в 1832 г. В этой статье он с пылом молодости становится на сторону Сент-Илера, в котором видит могучего соратника, и стремится объяснить своим соотечественникам и современникам принципиальное значение этого спора.

Существенно нового в последних морфологических статьях Гёте уже нет. Это лишь отзвуки тех его мыслей, которые расцветали и зрели в 80-е и 90-е годы и которые были позже вытеснены другими научными интересами, ставшими у него преобладающими — к «хроматике», тогда как морфологические задачи блестяще решало уже новое поколение ученых, которых Гёте с радостью приветствовал как свою смену.

Такова в кратких чертах история морфологических работ Гёте. На русском языке в отрывках они были изданы Лихтенштадтом в 1920 г. Полный перевод даже важнейших морфологических сочинений Гёте, как, например, его классической книги о метаморфозе растений, до сих пор еще не напечатан.

Переходим к рассмотрению содержания этих работ по существу.

Эллинская философия завещала новой Европе, среди других проблем, проблему диалектики общего и частного, «идеи» и явления. В сравнительной анатомии со времен Возрождения до конца XVIII в., от Белона до Бюффона, Кампера и Вик д'Азира, представление о чем-то общем («типе») свойственном разным формам конкретных организмов, играло плодотворную роль, лежало в основе сравнения животных и их органов. Однако методически это сравнение велось весьма несовершенно, что создавало большие затруднения на пути развития науки.

«Животных сравнивали с человеком и между собой, и таким путем при значительной работе достигали всегда только частных результатов,— пишет Гёте,— а благодаря этим умножавшимся частностям всякого рода общее обозрение становилось все менее возможным...». «Поэтому,— продолжает он,— здесь предлагается установить анатомический тип, общий образ, в котором содержались бы потенциально формы всех животных и на основании которого каждое животное можно было бы описывать в известном порядке... Уже из общей идеи типа вытекает, что ни одно отдельное животное не может быть выставлено в качестве такого сравнительного канона: ничто единичное не может быть образцом для целого» («Первый набросок»). «Классы, роды, виды и особи,— поясняет Гёте в другом месте,— относятся к нему, как частные случаи к закону».

«Что касается вопроса, как найти такой тип, то на это указывает нам уже само понятие: опыт должен научить нас, какие части общи всем животным и в чем эти части у разных животных различаются; затем вступает в дело абстракция, чтобы упорядочить их и построить общий образ». Трудно яснее высказать замысел исследования вопроса об общем типе, частной разработкой которого на одной кости — межчелюстной — были исследования Гёте.

Очевидно, что Гёте понимал «тип» шире, иначе, чем этот термин те-

перь понимается в систематике,— ближе всего к современному понятию «прототип».

Гёте «построил» такой общий тип вначале для скелета на основании главным образом высших позвоночных, как взрослых, так и развивающихся. Этот «остеологический тип», при всей его ограниченности и недостатках, был большим шагом вперед в методике сравнительной анатомии. Создав его, Гёте установил закономерное, «неизменное соединение частей между собой» и на скелете прежде всего потому, что считал его основой формы тела животных. В типе Гёте стремился, таким образом, схватить существенное, основное и закономерно необходимое в соотношении частей животного. Тем самым устанавливалось, какое место в скелете высших животных должна занимать та или иная кость и в какой связи она должна находиться с ближайшими ее окружающими костями. Этим Гёте впервые в науке конкретно разработал принцип гомологий, показав его огромное значение в сравнительной анатомии, методической основой которой этот принцип остается до сих пор.

Независимо от Гёте, но несколько позже к близким представлениям пришли Сент-Илер, Кювье и др., и лишь в 1848 г. Оуэн создал наконец самый термин «гомологический» орган.

Еще при жизни Гёте, в первой трети XIX в., новое поколение ученых, вступив на путь применения принципа гомологий, рядом открытий показало всю продуктивность его: гомологию дуг аорты и половых органов (Мюллер), частей нервной системы (Тидеман, Меккель и др.), косточек среднего уха и элементов висцеральной дуги (Рейхерт), яйца и частей эмбрионов (Пандер, Бэр) и т. д.

Практически Гёте пользовался остеологическим типом в форме таблицы следующим образом: слева на листе по вертикали он выписывал кости скелета, начиная от самой передней — межчелюстной и кончая последним хвостовым позвонком; сверху по горизонтали он выписывал названия сравниваемых животных и далее вписывал на соответствующем месте — на пересечении горизонтали и вертикали — характеристику этой кости у данного животного. Так получалось описание как всего скелета животного, так и изменчивости гомологической, «идентичной» кости, например межчелюстной или затылочной, у различных животных — льва, верблюда и др.

Изменения формы такой «идентичной» кости, например межчелюстной, Гёте назвал «метаморфозами» этой кости. Он строил ряды таких метаморфозов гомологичных костей, прослеживая их изменчивость от одной крайней формы до другой и т. д. При таких сравнениях можно было обнаружить всевозможные переходы от мощного развития какой-нибудь кости у одних животных до ее полного исчезновения у других. Идея типа, подсказывавшая, что в таком-то месте должна быть такая-то кость, помогла Гёте увидеть следы почти редуцированной кости там, где примитивная эмпирия ничего уже не могла обнаружить. Недаром он писал: «Всякая идея относительно предметов опыта является как бы органом, которым я пользуюсь, чтобы схватить эти предметы, чтобы присвоить их себе».

«Точно узнав и рассмотрев части,— пишет Гёте,— мы найдем, что многообразие формы происходит от того, что той или иной части сообщен перевес над остальными. Так, например, шея и конечности жираффа развиты за счет туловища, тогда как у крота имеет место обратное. При этом рассмотрении мы сейчас же наталкиваемся на закон: ни одна часть не может ничего приобрести без того, чтобы другая взамен того не потеряла, и наоборот».

Этот «закон», который иногда называют «законом компенсации», был установлен еще Аристотелем и сформулирован в его книге «О частях животных». Им широко пользовались Сент-Илер и Кювье. Гёте говорил о нем раньше французских морфологов и собирался применять его «относительно сил», т. е. в физиологии. Надо отметить, что Гёте глубоко понимал

связь морфологии с физиологией. Он писал: «И хотя мы считаем наши работы только анатомическими, тем не менее они должны, чтобы быть плодотворными, даже вообще в нашем случае возможными, всегда вестись с ориентацией на физиологию: надо, следовательно, не просто смотреть на существование одних частей рядом с другими, а на их взаимное влияние, на их зависимость и действие».

Признание внутренней взаимосвязи частей организма приводит Гёте к новому пониманию живых существ, вопреки распространенному тогда, «тривиальному» телеологическому пониманию вещей. Школьная философия того времени (вольфовская) учила, что все вещи устроены богом целесообразно, на пользу человеку, и даже полярная звезда существует для того, чтобы мы могли ночью легче найти дорогу домой.

Подробно критикуя это «благочестивое» воззрение, Гёте между прочим пишет: «Способ представления, будто живое существо произведено на свет для известных внешних целей и форма его определяется для этого какой-то намеренной изначальной силой, уже много веков задерживал нас в философском рассмотрении вещей природы, задерживает еще и до сих пор, хотя отдельные люди ревностно оспаривали этот способ представления, показывая те препятствия, которыми он заграждает путь». Гёте развивает новую точку зрения на организм. Так, например, он пишет: «...Мы представляем себе замкнутое животное как маленький мирок, существующий сам для себя и сам по себе. Да и каждое создание есть самоцель; так как все его части стоят в самом непосредственном взаимодействии, во вполне определенных отношениях друг к другу, и благодаря этому все время возобновляют круг жизни, то каждое животное нужно признать физиологически совершенным. Ни одна часть его, если рассматривать ее изнутри, не является бесполезной...».

С этой точки зрения иначе ставится вопрос и о возникновении органов и их особенностей. «О таких членах, как, например, клыки бабируссы будут впредь спрашивать, не „к чему они служат?", а „откуда они происходят?"»,— пишет Гёте.— «Не будут утверждать, что быку даны рога, чтобы он бодался, а будут исследовать, как мог он получить рога для бодания». Так подходя к этому вопросу, Гёте намного опередил свою эпоху.

Далее Гёте ставит вопрос о происхождении метаморфозов, многообразия форм. На это он прежде всего отвечает: «Животное формируется обстоятельствами для обстоятельств, отсюда его внутреннее совершенство и целесообразность в отношении внешнего мира».

Его примеры влияния «элементарных сил природы» (т. е. воздуха, воды и т. д.) на строение тела животных вследствие низкого уровня научных знаний той эпохи звучат в наши дни наивно, примитивно. Но в общем Гёте, конечно, прав, когда он пишет: «Орел воздухом образуется для воздуха, горными высями для горных высей. Лебедь, утка, как своего рода амфибии, обнаруживают склонность к воде уже своей формой» и т. д. Подобные же размышления он развивает при рассмотрении изображенных на рисунках д'Альтона скелетов отдельных форм грызунов, различающихся в зависимости от их среды обитания («Скелеты грызунов»).

Структура одной кости — той же межчелюстной — дает ему основания судить о способе питания данного животного и о его образе жизни, а отсюда — о строении других частей его тела и т. д. («Опыт общей остеологии»). Словом, в этом вопросе Гёте предугадал метод Кювье, реконструировавшего по одной кости весь скелет животного. Как этот, так и многие другие продуктивные вопросы Гёте как бы только намечает вскользь, не имея возможности заняться их разработкой.

«Тождественные», т. е. гомологичные, части встречаются, по Гёте, не только в разных организмах, но в некоторых случаях и в пределах одного и того же организма, например позвонки хребта или кости верхних и нижних конечностей и др. Их различия — например, первого позвонка и

хвостового — зависят от их функции. Размышления в этой области привели Гёте к так называемой «позвоночной теории черепа». Видя «скрытое родство» позвонков с черепом, он считал, что череп возник путем метаморфоза шести позвонков, образовавших его. В такой форме эта «теория» в настоящее время отвергнута наукой. Однако по существу в ней было много верного, так как и теперь считается, что во всяком случае задний отдел черепа возник из сегментов, подобных тем, из которых возникли позвонки. В истории науки эта теория значительно повлияла на понимание вопроса о возникновении и развитии головы животных — процесса кефализации.

Весь вопрос о превращении позвонков в череп является, в сущности, одним из частных вопросов большой проблемы специализации частей организма в связи с усложнением структуры его. Гёте изучал этот вопрос также на метаморфозе бабочек — на превращении гусеницы с довольно однообразными сегментами в имаго с четко дифференцированными тремя отделами тела (голова, грудь и брюшко), резко отличающимися по строению их сегментов и по функции их органов. Гёте делает широкое обобщение по этому вопросу, и в данной области далеко опережая свое время. «Чем несовершеннее существо,— пишет он в 1807 г.,— тем более эти части одинаковы или сходны между собой и тем более подобны целому. Чем совершеннее становится существо, тем несходнее становятся части... чем более части сходны между собой, тем менее они подчинены друг другу. Субординация частей является признаком более совершенного существа».

Работая над понятием типа, Гёте ясно различал животный тип от растительного, вопреки традиции, созданной Аристотелем. В области ботаники Гёте работал главным образом с однолетними цветковыми растениями. Его интересовало прежде всего взаимоотношение между боковыми органами стебля — листьями и элементами цветка. Он высказал гипотезу, что последние являются видоизменением первых, результатом их метаморфоза. Иначе говоря, что чашечка, венчик, тычинки и пестик, а также элементы плода (стручок и др.) являются преобразованными «листьями», вернее преобразованными зачатками листьев. Это и есть «объяснение» метаморфоза растений, которое он развивает в своем «Опыте» 1790 г. Наглядным примером такого метаморфоза может служить белая водяная лилия, на цветке которой ясно видны все переходы от зеленых листьев в лепестки венчика и далее в тычинки. Гёте с помощью анализа различных примеров убедительно доказывает свою гипотезу, используя также некоторые аномалии развития («проросшую розу» и др.). Здесь, кстати, следует отметить, что Гёте был одним из первых морфологов, понявших значение аномалий развития для выяснения закономерностей развития. Таким образом, и весь растительный мир представлялся Гёте как многообразная картина метаморфоза единого основного типа — «прарастения», как его сначала назвал Гёте, когда он наивно надеялся даже найти его в природе — так живо видел он его в своем воображении. В противовес господствовавшей в то время линнеевской системе, искусственно дробившей как растительный, так и животный мир на резко разграниченные группы (виды, роды и т. д.), это было мощным синтезом, прогрессивным шагом в науке, до известной степени в духе Бюффона, но на более высокой ступени.

Неизбежно возникает вопрос, чем же вызывается такой метаморфоз, почему на вершине стебля возникают не простые листья, а цветок?

В поисках физиологического объяснения метаморфоза зеленых листьев в элементы цветка Гёте высказал гипотезу, что по мере роста растения от узла к узлу меняется состав «соков» растения и это вызывает превращение зачатков листьев в лепестки и другие части цветка. Он и позже весьма интересовался химией растений. До наших дней физиология и биохимия этого явления недостаточно еще выяснены, и хотя объяснение

Гёте в его конкретной форме в наше время неприемлемо (в то время биохимия и физиология растений были в зачаточном состоянии), общее направление исканий Гёте в этой области правильно, и сегодня еще побуждая научную мысль к экспериментальному решению поставленного им вопроса.

Метаморфоз растений Гёте понимал так же широко, как и метаморфоз животных, не ограничивая его вопросом образования цветка и плода. Он пытался экспериментально исследовать влияние на изменение формы и цвета растений некоторых факторов среды: влаги, темноты, различных частей спектра и т. д.

В бумагах Гёте сохранились, например, такие любопытные записи: «Метаморфоз растений, основа физиологии такового. Он показывает нам законы, по которым образуются растения. Он обращает наше внимание на двойной закон: 1. На закон внутренней природы, посредством которого растение строится. 2. На закон внешних условий, посредством которого растения модифицируются...».

На языке современной науки мы сказали бы, что Гёте стремится здесь говорить о наследственности и изменчивости под влиянием среды.

Позже, уже после выхода в свет «Опыта» (1790), Гёте занимался вопросами метаморфоза и других частей растений: корня, стебля, побегов. Он изучал метаморфоз корня на корнеплодах — репе и др.; он наблюдал превращение картофельного стебля в клубни, изучал метаморфоз стебля кольраби и т. д. Все эти работы остались в виде незаконченных фрагментов и были опубликованы только в веймарском издании. Такова же участь изучения метаморфоза споровых растений — папоротников и др.

Широкое изучение органического мира приводит Гёте к некоторым общим выводам, отчасти, вероятно, инспирированным лейбницевой монадологией. «Всякое живое существо,— пишет Гёте в 1807 г.,— представляет собою не что-либо единичное, а некую множественность; даже поскольку оно является нам как индивид, оно остается собранием живых самостоятельных существ, которые по идее, по плану одинаковы, в явлении же могут становиться одинаковыми или сходными, неодинаковыми или несходными». Эту мысль он дальше поясняет примером дерева: «Что растения, особенно дерево, представляющиеся нам особями, состоят всецело из отдельных частей, которые одинаковы и сходны между собой и целым, в этом нет сомнения. Сколько растений размножается отводками!...». И далее он говорит о глазках и семенах, заканчивая словами: «Это развитие бесчисленного множества одинаковых особей из лона материнского растения». Таким образом он соединяет «тайну размножений» с идеей «множественности» индивида. В этих и подобных размышлениях Гёте некоторые исследователи усматривают как бы предчувствие клеточной теории, возникшей, несомненно, в общем на тех же путях исканий, по которым шел Гёте.

Но не только отдельный организм представляется Гёте как совокупность взаимодействующих «существ». И множества организмов в природе он воспринимал как взаимодействующие совокупности: «...И как неорганизованные, недетерминированные элементы недавно стали рассматриваться в качестве среды неорганизованных существ (минералов.— *И. К.*), так, достигнув более высокой точки зрения, и организованный мир станут, в свою очередь, рассматривать как связь многих элементов. Все растительное царство, например, снова предстанет перед нами как одно огромное море, которое так же необходимо для обусловленного существования насекомых, как океан и реки для обусловленного существования рыб; и мы увидим, что огромное число живых существ рождается и питается в этом растительном океане, больше того — под конец мы будем на весь животный мир смотреть как на одну великую стихию, в которой каждый род, один на другом и через другой, если и не возникает, то поддерживается» («Опыт общего сравнительного учения»).

В этих словах можно уловить как бы предвидение новых далей, еще неведомых науке той эпохи, раскрывающихся орлиному взору Гёте и становящихся достоянием науки лишь в наши дни (биоценология и др.).

Много думая и работая над вопросом о своеобразии живых существ, Гёте пришел к мысли о создании особой науки об организме в его целостности, обнаруживающейся прежде всего в форме тела организма. Гёте назвал эту науку «морфологией» (Schmid, 1935); название это сохранилось за ней до наших дней. В наброске статьи о морфологии, написанном около 1795 г. (но напечатанном только в веймарском издании), Гёте пишет: «Морфологию можно рассматривать как самостоятельное учение и как вспомогательную для физиологии науку; она покоится в целом на естественной истории, у которой она берет для своих целей явления, равным образом на анатомии всех органических тел и особенно на зоотомии». Создавая морфологию, он думал «установить новую науку, правда, не со стороны предмета, так как последний известен, но со стороны воззрения и метода, который должен придать самому учению самостоятельную форму и вместе с тем указать ему место среди других наук...» («Размышление о морфологии вообще»).

Определяя содержание этой новой науки, Гёте пишет: «Морфология должна содержать учение о форме, образовании и преобразовании органических тел». Позже, в вводной статье к сборнику «К морфологии» (1807) Гёте подробнее освещает содержание этой науки. Он пишет: «... Если мы станем рассматривать все формы, особенно органические, мы найдем, что нигде нет ничего устойчивого, ничего покоящегося, замкнутого, что, напротив, всё колеблется в постоянном движении. Вот почему наш язык с достаточным основанием употребляет слово образование (Bildung) как по отношению к тому, что уже появилось на свет, так и к тому, что еще появляется. Если, таким образом, мы хотим дать введение в морфологию, мы не должны говорить о форме (Gestalt) и, во всяком случае, употребляя это слово, мы должны иметь при этом в виду только идею, понятие или нечто, только на мгновение закрепленное в опыте. Всё образовавшееся тотчас же снова преобразуется, и, желая хоть сколько-нибудь добиться живого созерцания природы, мы должны и сами сохранять такую же подвижность и пластичность, следуя ее примеру».

Гёте воспринимал органическую форму всегда во времени, «в становлении». В этом отношении он близок к нашему новому пониманию организма, как «морфопроцесса» (В. Н. Беклемишев, Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 1952, стр. 10).

Принцип гомологий, отраженный в понятии типа, и учение о метаморфозе, логически неразрывное с идеей типа, легли в основу метода морфологии Гёте.

В связи со всем вышеизложенным необходимо коснуться много обсуждавшегося вопроса о том, был ли Гёте предшественником Дарвина, как об этом писал Геккель и другие ученые.

Вопрос об эволюционном происхождении организмов живо интересовал умы в конце XVIII в. Гёте вспоминает, как в 80-е годы он обсуждал его с Гердером: «Наша ежедневная беседа была направлена на первобытное состояние покрытой водой земли и издавна развивавшиеся на ней органические существа. Мы постоянно возвращались к первоначальному состоянию и его неустанному дальнейшему совершенствованию, и путем обмена мнений и споров наше научное достояние ежедневно очищалось и обогащалось».

Однако в то время подобные беседы были очень бедны фактами, ибо геология тогда только начинала развиваться, палеонтология едва зарождалась и т. д. Гёте позже осознал недостаточность научных знаний своего времени для решения этих больших вопросов и в общем сторонился их, касаясь лишь в общей форме, например в 1807 г., когда писал: «Если рассматривать растения и животных в самом их несовершенном состоя-

нии, их едва можно отличить друг от друга. Жизненная точка, косная, подвижная или полуподвижная,— вот что с трудом подмечает наше чувство. Можно ли эти первые начатки жизни, определимые в обе стороны, повести посредством света к растению, посредством мрака к животному, этого мы не решаемся утверждать, хотя в наблюдениях и аналогиях в этой области нет недостатка. Мы можем только сказать, что существа, из трудно разграничимого родства мало-помалу выделяющиеся как растения и животные, совершенствуются в двух противоположных направлениях, так что растение достигает под конец своего апогея в дереве с его долговечностью и косностью, животное — в человеке с его высочайшей подвижностью и свободой».

О происхождении видов Гёте высказывался очень скупо и даже противоречиво в разное время. Лишь в статье об «Ископаемом быке» (1822) он развивает взгляды, близкие к Ламарку, которого, кстати, он нигде не называет, хотя вообще он был широко осведомлен обо всех новинках французской литературы и следил за ней.

Таким образом, хотя Гёте никогда непосредственно не работал над проблемой эволюции, он все же много помог развитию ее тем, что создал свое учение о метаморфозе, т. е. об онто- и филогенетической изменчивости органического мира. Поэтому Дарвин не зря упоминает его в числе своих предшественников, а соратник Дарвина Гексли не случайно поместил гётевское стихотворение в прозе «Природа» на первых страницах первого номера английского журнала, носящего то же название («Nature», 1869). Кстати, здесь можно отметить, что это стихотворение в свое время перевел Герцен и издал в виде приложения ко второму из «Писем об изучении природы» (Жирмунский, 1937).

Герцен правильно понял прогрессивную роль Гёте: «Наконец нашлась адамантова грудь,— писал он,— спокойно и бесшумно противопоставившая критической философии свой глубокий реализм,— это был Гёте. Он был одарен в высшей степени прямым взглядом на вещи; он знал это и на все смотрел сам; он не был школьный философ, цеховой ученый — он был мыслящий художник; в нем первом восстановилось действительно-истинное отношение человека к миру, его окружающему; он собою дал естествоиспытателям великий пример».

Литература

Герцен А. И., 1946. Письма об изучении природы, Избр. философ. произведения, т. 1, Госполитиздат.

Жирмунский В. М., 1937. Гёте в русской литературе, Изд-во «Худ. лит-ра», Л.

Лихтенштадт В. О., 1920. Гёте, Пг.

Тимирязев К. А., 1939. Гёте — естествоиспытатель, Соч., т. 8, Сельхозгиз.

Шагинян М., 1950. Гёте, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Arber A., 1950. The natural philosophy of plant form, Cambridge.

Cole F., 1944. A history of comparative anatomie, London.

Franz V., 1933. Goethes Zwischenkieferpublikation nach Anlass, Inhalt und Entwicklung. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 30.

Goethe, 1949. Maximen und Reflexionen, Herausg. G. Müller, Stuttgart.— Goethes Werke, 1891—1904. II. Abt. 6—8 u. 13, Weimar.

Hansen A., 1919. Goethes Morphologie, Giessen.

Lubosch W., 1919. Was verdankt die vergleichende-anatomische Wissenschaft den Arbeiten Goethes? Jb. d. Goethe-Gesellsch.— 1931. Geschichte der vergleichenden Anatomie, Bolk-Göppert Handb. d. Vergl. Anat., Bd. I, Berlin — Wien.

Magnus R., 1906. Goethe als Naturforscher, Leipzig.

Schmid G., 1935. Über die Herkunft der Ausrücke Morphologie und Biologie, Nova Acta Leopoldina. N. F., 2.— 1940. Goethe und die Naturwissenschaften. Eine Bibliographie, Halle.

Schonewille O., 1941. Die Bedeutung von Goethes Versuch über die Metamorphose der Pflanzen für den Fortgang der botanischen Morphologie, Botan. Archiv, 42.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ МАССОВЫХ РАЗМНОЖЕНИЙ НАСЕКОМЫХ

Г. А. ВИКТОРОВ

Кафедра энтомологии биолого-почвенного факультета и Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова

Проблема массового размножения вредных насекомых имеет исключительно важное значение для народного хозяйства. Знание законов, управляющих колебаниями численности вредных видов, совершенно необходимо для построения рациональной системы профилактических и истребительных мероприятий, обеспечивающих охрану урожая сельскохозяйственных культур и лесных насаждений от вредителей. Эти вопросы приобретают особое значение в настоящее время, когда в нашей стране осуществляются исторические решения ЦК КПСС и Советского Правительства, предусматривающие мощный подъем всего социалистического сельского хозяйства.

Несмотря на многочисленные исследования, проблема массового размножения вредных насекомых и по сей день не нашла окончательного решения (Кожанчиков, 1953). Отмечая успехи советских ученых в изучении этого вопроса, Вторая экологическая конференция, проходившая осенью 1950 г. в Киеве, отметила в своих решениях (Резолюции Второй экологической конференции, 1951), что наличных фактических данных недостаточно для построения общей теории колебания численности организмов.

Тем не менее имеющиеся в литературе данные позволяют выяснить теоретические позиции, с которых следует подходить к изучению колебаний численности отдельных видов. С этой целью мы считаем необходимым рассмотреть основные взгляды на причины массовых размножений насекомых, не претендуя на исчерпывающий обзор всех касающихся этого вопроса работ.

В начале текущего столетия наибольшим признанием пользовалась паразитарная теория (Escherich, 1914, и др.), отводившая основную роль в колебаниях численности насекомых биотическим факторам: хищникам, паразитам и патогенным организмам. Вспышки массового размножения объяснялись нарушением равновесия, существующего между популяциями вредителя и его естественных врагов под воздействием климата, а во многих случаях в результате хозяйственной деятельности человека. Дальнейшим развитием этих взглядов явилась биоценотическая теория (Фридерикс, 1932), обращавшая внимание на сложность связей в биоценозах и приписывавшая регуляцию численности не отдельным факторам, а их совокупности, образующей некий фактор единства, голоцен (Фридерикс, 1932). Биоценоз рассматривается сторонниками этих взглядов как саморегулирующаяся система, находящаяся в состоянии подвижного равновесия.

В обеих этих теориях переоценивалось значение биоценотических отношений и уделялось мало внимания роли абиотических факторов. Отрыв взаимоотношений между организмами от окружающей среды нашел наиболее резкое выражение в математических построениях Вольтер-

ра, А. Никольсона и В. Бэйли (Nicholson a. Bailey, 1935). Считая постоянными факторами внешнюю среду и биологические особенности организмов, они объясняли колебания численности взаимодействием популяций растительного вида и его естественных врагов.

Абсолютизация значения связи паразит — хозяин нашла свое отражение и в практике биологического метода борьбы в работах по ввозу в США паразитов непарного шелкопряда, восточной плодожорки и др. Основное внимание уделялось при этом (Allen a. oth., 1940) вопросам искусственного размножения паразитов-энтомофагов и их транспортировке через океан, в то время как условия существования и причины эффективности этих организмов на родине не подвергались изучению. В результате этого лишь единицы из десятков завезенных видов паразитов акклиматизировались в США. Критикуя это направление еще в самом начале его развития, Н. В. Курдюмов (1911) отмечал «полную несостоятельность методов калифорнийцев и необходимость серьезного знакомства с условиями решаемого вопроса, что отнюдь не достигается одними мореплаваниями и быстротой умозаключений».

Совершенно несостоятельны и механистические представления о равновесии биоценозов. Они основываются на предположении, что каждое изменение численности порождает силы, возвращающие ее к среднему уровню. Такое упрощенное представление не соответствует картине, наблюдаемой в природе. Как справедливо замечает М. Соломон (Solomon, 1949), при любом уровне численности имеются силы, действующие в противоположном направлении на плотность популяции. В естественных условиях направление изменения численности может меняться на обратное, не достигнув среднего уровня, а амплитуда отклонения превышает величину последнего. Это хорошо иллюстрируют многолетние данные о колебаниях численности некоторых лесных вредителей, собранные Ф. Швердтфегером (Schwerdtfeger, 1935) для ряда лесничеств Германии. Логическое развитие представлений о подвижном равновесии приводит к отрицанию развития, практическая же программа этой теории сводится к отказу от активного преобразования природы и проповеди возврата к естественной обстановке. Ошибочность этих взглядов и их близость к философии махизма неоднократно отмечались рядом советских исследователей (Павловский, 1937; Поляков и Шумаков, 1940, 1950; Рубцов, 1948).

В настоящее время большинство как отечественных (Белановский, 1936, 1940, 1950; Иванов, Левітт і Ємчук, 1938; Пятницкий, 1951, и др.), так и зарубежных авторов (Schwerdtfeger, 1941; Solomon, 1949) признают невозможность объяснения одними биоценотическими отношениями сложных явлений колебания численности. К этому же выводу пришли и участники Второй экологической конференции (см. Резолюции этой конференции, 1951). Тем не менее до последнего времени появляются работы, авторы которых разделяют односторонние взгляды последователей паразитарной теории. В первую очередь следует указать на ряд работ Я. В. Чугунина (1949, 1950, 1951), посвященных очаговой цикличности размножения массовых насекомых. Считая условия в очагах всегда благоприятными для размножения вида, названный автор приходит к признанию правильной цикличности вспышек, обусловленной, по существу, целиком взаимодействием популяций вредителя и его естественных врагов. С защитой паразитарной теории выступил в последнее время и Н. А. Теленга (1950, 1953), ограничивающий ее применение видами насекомых, имеющими специализированных паразитов.

В виде реакции на паразитарную и биоценотическую теории в 30-е годы широкое распространение получили взгляды, приписывающие главную роль в колебаниях численности прямому воздействию абиотических, особенно климатических факторов. Исходя из признания важности последних в жизни насекомых ввиду их пойкилотермности, сторонники климатической теории оперировали в основном данными лабораторных эксперимен-

тов и сопоставлением колебаний численности отдельных видов с изменениями метеорологических факторов в течение ряда лет. Много внимания уделялось построению биоклимограмм и вычислению сумм эффективных температур, служивших основой для прогнозов численности. Крайние сторонники этого направления (Bodenheimer, 1930; Поляков и Шумаков, 1940) доходили до полного отрицания роли биоценотических отношений в регуляции численности. По мнению Ф. Боденгеймера (1930), главное отрицательное влияние на численность насекомых оказывает высокая смертность ранних фаз развития под влиянием климатических факторов. Успешное развитие этих фаз возможно лишь в пределах относительно узкого оптимального сочетания температуры и влажности, в то время как за его границами смертность чрезвычайно велика (до 90%).

Более умеренных взглядов придерживается А. И. Ильинский (1938, 1952), признающий значение естественных врагов лишь в подавлении вспышек массового размножения. Основной же причиной роста численности представителей листогрызущего комплекса лесных вредителей он считает стимулирующее действие засухи на этих насекомых.

Несомненной заслугой климатической теории было широкое применение методов точного эксперимента, в результате чего была установлена тесная зависимость плодовитости, соотношения полов и других важных особенностей насекомых от внешней среды. В то же время сторонники этой теории, увлекаясь лабораторными исследованиями и экстраполяцией их результатов на явления в естественной обстановке, нередко приходили к ошибочным выводам. Прежде всего данные, полученные в лабораториях с применением, как правило, постоянных условий содержания, далеко не всегда соответствуют картине, наблюдаемой в природе. Так, Ф. Шверигфегер (1941) отмечает, что смертность насекомых на ранних фазах развития в естественных условиях никогда не достигает высоких цифр, приводимых Ф. Боденгеймером, и колеблется для некоторых лесных вредителей (сосновая совка, рыжий сосновый пилильщик) в пределах 8—11%. Не отрицая важности в ряде случаев лабораторных экспериментов, следует указать на необходимость проверки и дополнения их результатов наблюдениями в полевых условиях.

С другой стороны, климатическая теория упрощенно подходит к пониманию воздействия абиотических факторов на численность вида, рассматривая последний изолированно от системы биоценотических связей. Она исходит из предположения, что вспышка массового размножения происходит в результате отклонения физических условий обязательно в оптимальном для данного вида направлении, игнорируя возможность сложного косвенного влияния климата на численность вредителя посредством воздействия на его кормовое растение или естественных врагов.

Отрицание существенной роли биотических факторов в регуляции численности насекомых допускалось лишь крайними последователями климатической теории (Bodenheimer, 1930; Поляков и Шумаков, 1940). Необоснованность этого взгляда очевидна, если учесть многочисленные случаи подавления вспышек массового размножения вредителей деятельностью паразитов-энтомофагов или патогенных организмов (Мейер, 1937; Белановский, 1936). Об этом же свидетельствуют успехи биологического метода борьбы с вредителями, достигнутые главным образом путем применения хищных и паразитических насекомых (Рубцов, 1948). Важность биотических факторов усиливается тем обстоятельством, что они действуют дифференцированно в зависимости от плотности населения вредителя (Рубцов, 1950; Smith, 1935; De Bach a. Smith, 1947), тогда как абиотические факторы таким избирательным действием не обладают.

Такое действие биотических факторов иллюстрируют эксперименты с паразитическими перепончатокрылыми Mormoniella vitripennis Wlk. (Смирнов и Владимирова, 1934; De Bach a. Smith, 1947) и Chelonus texanus Cress. (Ullyett, 1949). Увеличение в этих опытах числа хозяев, при-

ходящихся на одну самку паразита, приводит к более полной реализации ее потенциальной плодовитости и снижению процента случаев перезаражения хозяев. В этом, повидимому, заключается причина нарастания численности паразитов вслед за ростом плотности населения вредного вида.

С критикой климатической теории за упрощенный подход к проблеме массового размножения, игнорирующий сложные взаимоотношения между организмами, выступали многие авторы (Белановский, 1936, 1940, 1950; Іванов, Левітт і Ємчук, 1938; Schwerdtfeger, 1941). Практическая несостоятельность этих взглядов показана З. С. Головянко (1940) на примере неудачного предсказания А. И. Ильинским вспышки массового размножения сосновой совки и пяденицы после засухи 1936 г. Необоснованными оказались и широко распространенные взгляды о стимулирующем действии засухи на рост численности тлей (Белановский, 1936; Житкевич, 1940).

Наряду с попытками одностороннего объяснения причин колебаний численности какой-нибудь одной группой факторов, появляются попытки синтетического подхода к разрешению этого вопроса. Признавая важную роль климатических факторов, сторонники этого направления указывают на возможность сложного косвенного пути их воздействия на численность вида через влияние на кормовое растение, его естественных врагов и т. п. По данным И. А. Рубцова (1935, 1937, 1938), наступление засухи стимулирует рост численности некоторых видов саранчовых и гессенской мушки, являющихся по своему экологическому облику мезо-гигрофилами, так как низкая влажность сильнее подавляет размножение грибков рода Fusarium, заражающих кубышки саранчовых, и хальцид — паразитов гессенки. Основываясь на этих данных, И. А. Рубцов предлагает различать физиологический и синэкологический оптимумы, понимая под последним условия, приводящие к массовому размножению вида. Решающее значение при этом приписывается экологической пластичности организмов, под которой понимается их способность нормально развиваться в более или менее широкой зоне отклоняющихся от оптимума условий. Одновременно И. А. Рубцов справедливо критикует переоценку значения плодовитости, имеющую место во взглядах Чепмана и его последователей. Действительно, высокая плодовитость отнюдь не является неотъемлемой особенностью массовых видов насекомых (Кожанчиков, 1948). Для них характерна скорее высокая экологическая пластичность, отражением которой служат обширные ареалы этих видов, полифагия или предпочтение широко распространенных кормовых растений, повышенная лабильность (Кожанчиков, 1935, 1948; Рубцов, 1937).

Объективной основой косвенного воздействия абиотических факторов на численность служат различия в экологической пластичности вредных насекомых и их естественных врагов, представляющие собой далеко не редкое явление. Ряд подобных фактов собран Н. Ф. Мейером (1937) в его сводке по биологическому методу борьбы. Например, понижение температуры с 18 до 13° удлиняет развитие свекловичной мухи на 10 дней, а развитие ее паразита Opius fulvicollis — на целых 34 дня. Подобные же различия отмечены для мельничной огневки и ее паразитов — Nemeritis canescens Grav. (Ahmad, 1936) и Microbracon hebetor Say (Payne, 1934), червеца Trialeurodes vaporiorum и паразитирующего на нем хальцида Encarsia formosa (Burnett, 1949). По мнению Н. А. Теленги (1953), специализированные паразиты-энтомофаги, как правило, обладают более узкой амплитудой адаптаций, чем их хозяева.

В настоящее время все большее число авторов склоняются к представлениям о многопричинности вспышек массового размножения насекомых, обусловленных сложной комбинацией абиотических и биотических факторов. При этом отмечается важность конкретного подхода для выяснения ведущих факторов в каждом отдельном случае. На этих позициях стоят

С. П. Иванов, М. М. Левитт и Е. М. Емцук (1938) — авторы обширной литературной сводки по проблеме массового размножения, а также Н. Ц. Белановский (1950), Г. К. Пятницкий (1951), П. А. Рубцов (1950, 1953), Н. С. Щербиновский (1952). Эти взгляды нашли подтверждение в решениях Второй экологической конференции (см. Резолюции этой конференции, 1951).

Аналогичная тенденция отхода от попыток одностороннего объяснения причин колебаний численности насекомых наблюдается и в зарубежной литературе. Таких взглядов придерживается, например, Ф. Швердтфегер, развивающий в ряде работ (1941, 1944, 1950) теорию градоцена. Под этим понятием он объединяет те абиотические и биотические факторы, которые обусловливают колебания численности данного вида. Ведущая роль приписывается при этом климатическим факторам, влияние которых на численность вида может быть прямым или косвенным, через воздействие на кормовое растение данного вредителя, его естественных врагов, дополнительных хозяев последних и т. п. Исходя из этих соображений, Ф. Швердтфегер считает причины вспышек массового размножения различными в каждом конкретном случае. Существенным недостатком данной концепции является то, что градоцен рассматривается как равновесная, саморегулирующаяся система. Тем самым взгляды Ф. Швердтфегера сближаются с механистической теорией равновесия биоценозов, несостоятельность которой отмечалась выше.

Из других зарубежных работ последнего времени следует упомянуть большой литературный обзор М. Соломона (1949). Подвергая критике односторонность паразитарной и климатической теорий, автор справедливо отмечает важность как абиотических, так и биотических факторов, удельный вес которых меняется в отдельных случаях. В то же время в качестве основного фактора регуляции численности он выдвигает емкость среды, заостряя внимание на усилении внутривидовой конкуренции с ростом плотности популяции. Эти взгляды обнаруживают тесную связь с положениями реакционной «теории» Мальтуса об ограниченности средств существования. В действительности в природе состояние перенаселения встречается как редкое исключение, так как вспышки массового размножения подавляются деятельностью естественных врагов раньше, чем численность вида достигает этого состояния.

Некоторые авторы (Рубцов, 1947), помимо изучения факторов, обусловливающих современные колебания численности видов, обращают внимание на важность исторического подхода к проблеме массового размножения, выяснения причин обилия одних и малочисленности других видов. Исторический подход в более узком аспекте представляется особенно важным при выяснении причин колебания численности вредителей культурных растений, условия существования которых в сравнительно недавнее время подверглись резким изменениям в результате хозяйственной деятельности человека.

Заканчивая рассмотрение различных взглядов на причины колебаний численности насекомых, необходимо указать на недостаточную изученность ряда вопросов. В частности, почти совершенно отсутствуют многолетние исследования, охватывающие, наряду с периодами вспышек, периоды депрессии численности. Очевидно, однако, что без таких работ, строящихся с учетом всех факторов, воздействующих на численность вида, едва ли возможно успешное разрешение проблемы массового размножения. Отсутствуют и сравнительные данные по особенностям колебаний численности массовых и редких видов.

Совершенно недостаточно изучены и биоценотические отношения. Если видовой состав паразитов важнейших вредных насекомых выяснен достаточно полно, то очень мало известно о годовом жизненном цикле, трофической специализации, отношении к факторам внешней среды и других важных сторонах биологии паразитов энтомофагов. Такое положение

является в значительной мере следствием господствующего подхода к изучению биологии вредных видов, изолирующего последние от системы исторически сложившихся биоценотических связей. Подобное упрощение, допустимое на первых этапах развития экологии, в настоящее время становится неоправданным. В конечном счете все колебания численности происходят в биоценозах, поэтому для успешного выяснения их причин необходимо изучать не изолированные интересующие нас виды, а естественные комплексы организмов, существенно связанных друг с другом. Необходимость такого подхода выдвигается непосредственно практикой защиты растений. Так, за последнее время появилось значительное количество работ (Теленга, 1950; Lord, 1947; Ripper, 1951; Bartlett, 1952), показывающих, что игнорирование биоценотических отношений в практике химического метода борьбы с вредителями в ряде случаев приводит к противоположному результату — росту численности вредителя вместо ее снижения. Это происходит в результате того, что контактные инсектициды (ДДТ, ГХЦГ) нередко сильнее поражают хищных и паразитических насекомых, чем их вредоносных хозяев. В связи с этим встает вопрос о синтезе химических препаратов, обладающих селективным действием.

Подводя итог вышеизложенному, следует заметить, что ведущая роль в колебаниях численности насекомых принадлежит, повидимому, абиотическим факторам. С другой стороны, пути воздействия последних на численность вида могут быть различными в отдельных конкретных случаях, в зависимости от того, действуют ли они на вредный вид непосредственно или же косвенно, через влияние на его кормовое растение, естественных врагов и т. п. Поэтому при изучении причин колебаний численности объектом исследования должен служить не отдельный интересующий человека вид, а исторически сложившийся естественный комплекс организмов, существенно связанных друг с другом. Такая группировка организмов не совпадает с понятием биоценоза. Последний шире и включает в зависимости от сложности ряд естественных комплексов, связи между которыми значительно слабее, чем отношения между членами одного и того же комплекса. Изучение биоценотических отношений применительно к интересующему человека виду (ведущему члену биоценоза, по терминологии акад. Е. Н. Павловского, 1937) само определяет границы, за которыми отношения между организмами утрачивают практическую значимость. Основной задачей исследования представляется изучение реакций членов такого комплекса на факторы внешней среды и влияния последних на динамику биоценотических отношений. Существенным моментом является также выяснение ближайшей истории этого комплекса, тех изменений, которые произошли в условиях его существования, например, в результате хозяйственной деятельности человека.

Подобный подход уже использовался с успехом акад. Е. Н. Павловским и его школой применительно к проблеме трансмиссивных заболеваний и привел к разработке эффективных мер борьбы с этими болезнями в нашей стране. Нам кажется, что применение такого метода в изучении вопросов колебаний численности насекомых сыграет также положительную роль.

Литература

Белановский И. Д. 1936. Закономерности в массовых размножениях вредителей в связи с метеорологическими факторами. Зоол. журн., т. XV, вып. 2.— 1940. О массовых размножениях насекомых. Экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы». Тез. докл.— 1950. Особенности массовых размножений насекомых и принципы их прогнозирования. 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1, Киев.

Головянко З. С., 1940. Методика составления прогнозов массового размножения вредителей леса. Экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы». Тез. докл.

Житкевич Л. Н., 1940. Условия массового размножения и распространения свекловичной тли (Aphis fabae Scop.) в основной зоне свеклосеяния, Экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», [illegible].
Іванов С. П., Левітт М. М. і Емчук Е. М., 1938. Масові размноження тварин і теорії градацій, Кіев.
Ильинский А. И., 1938. О предстоящей вспышке массового размножения сосновой пяденицы и сосновой совки, В защиту леса, № 5.— 1952. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений.
Кожанчиков И. В., 1935. Историческо-экологический анализ ареалов вредных видов подгрызающих совок в связи с их филогенией, Защита раст., № 1.— 1948. Биологическая специфика видов насекомых в их массовых размножениях, Усп. совр. биол., т. 25.— 1951. К пониманию массовых размножений насекомых, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.
Курдюмов Н. В., 1911. О роли паразитических и хищных насекомых в борьбе с вредителями, Изв. Киевск. политехнич. ин-та.
Мейер Н. Ф., 1937. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми.
Павловский Е. Н., 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам, Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 4.
Поляков И. Я. и Шумаков Е. М., 1940. О теоретических основах экологии, Вестн. защиты раст., № 5.— 1950. Теоретические основы мичуринского направления в экологии животных, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1, Киев.
Пятницкий Г. К., 1951. К вопросу массовых размножений насекомых, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 3, Киев.
Резолюции Второй экологической конференции по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», 1951. 2-я экол. конф. ч. 3, Киев.
Рубцов И. А., 1935. Изменчивость среды как условие массового размножения саранчовых, Тр. по защите раст. Восточной Сибири.— 1937. О теоретическом обосновании районирования вредных насекомых и прогнозе их массового размножения. I. Понятие пластичности, ее роль в динамике численности насекомых и методы ее изучения, Защита раст., № 14.— 1938. То же. 2. Интегральные климатические индексы для целей районирования вредных насекомых, там же, № 16.— 1947. Исторические факторы в динамике численности организмов, Журн. общ. биол., т. 8, № 3.— 1948. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз.— 1950. Анализ факторов, определяющих динамику численности насекомых, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1, Киев.— 1953. Об условиях массового размножения насекомых (Влияние паразитов и хищников на колебания численности хозяев), Зоол. журн., т. XXXII, вып. 3.
Смирнов Е. С. и Владимирова М. С., 1934. Studien über die Vermehrungsfähigkeit der Pteromalidae Mormoniella vitripennis Wlk., Zschr. wiss. Zool., Bd. 145.
Теленга Н. А., 1950. Основные способы использования энтомофагов для биологического метода борьбы с вредителями и их теоретическое обоснование, Науч. тр. Института энтомол. и фитопатол. АН УССР, № 2.— 1953. О роли энтомофагов в массовых размножениях насекомых, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 1.
Фридерикс К., 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.— Л.
Чугунин Я. В., 1949. Очаговая приуроченность массовых размножений зеленого шелкопряда, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 5.— 1950. Очаговая приуроченность размножения массовых насекомых и микробиологический метод борьбы с ними, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1, Киев.— 1951. Сопряженность массового появления гусениц листогрызущего комплекса, Зоол. журн., т. XXX, вып. 1.
Щербиновский Н. С., 1952. Пустынная саранча шистоцерка.
Ahmad T., 1936. The influence of ecological factors on the mediterranean flour moth Ephestia kühniella and its parasite Nemeritis canescens, J. Anim. Ecol., vol. 5.
Allen H. W. a. oth., 1940. Importation, rearing and colonization of parasites of the oriental fruit moth, U. S. dep. Agric. Circ., No. 561.
Bartlett B. R. a. Ortega J. C., 1952. Relation between natural enemies and DDT induced increases in frosted scale and other pests of walnuts, J. Econ. Entomol. vol. 45, No. 5.
Bodenheimer F. S., 1930. Über die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insektenkalamitäten, Zschr. ang. Entomol., Bd. 16, Hft. 3.
Burnett T., 1949. The effect of temperature on an insect host-parasite population, Ecol., vol. 30, No. 2.
De Bach P. a. Smith H. S., 1947. Effects of parasite population density on rate of change of host and parasite populations, Ecol., vol. 28, No. 3.
Escherich K., 1914. Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd. 1.
Lord F. T., 1947. The influence of spray programs on the fauna of apple orchards in Nova Scotia. II. Oystershell scale (Lepidosaphes ulmi L.). Canad. Entomol. vol. 79, No. 11—12.

Nicholson A. J. a. Bailey V. A., 1935. The balance of animal populations, pt. 2, Proc. Zool. Soc. Lond., pt. 3.
Payne N. M., 1924. The differential effect of environmental factors upon Microbracon hebetor and its host Ephestia kühniella, Ecol. Monogr., vol. 4, No. 1.
Ripper W. E., Greenslade R. M. a. Hartley G. S., 1951. Selective insecticides and biological control, J. Econ. Entomol., vol. 44, No. 4.
Schwerdtfeger F., 1935. Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge, Zschr. Forst. u. Jagdw., Bd. 67, Hft. 1—2.— 1941. Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten, Zschr. ang. Entomol., Bd. 28, Hft. 23.— 1944. Die Waldkrankheiten. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes.— 1950. Grundriss der Forstpathologie.
Smith H. S., 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities, J. Econ. Entomol., vol. 28, No. 6.
Solomon M. E., 1949. The natural control of animal populations, J. Anim. Ecol., vol. 18, No. 1.
Ullyett G. C., 1949. Distribution of progeny by Chelonus texanus Cress. (Hym., Brac.), Canad. Entomol., vol. 81, No. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

К ВОПРОСУ ОБОГАЩЕНИЯ КОРМОВОЙ ФАУНЫ ОЗЕР И ВОДОХРАНИЛИЩ[1]

П. Л. ПИРОЖНИКОВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства

Лимнологические и рыбохозяйственные исследования, охватившие после Великой Октябрьской социалистической революции все ландшафтно-географические районы нашей страны, дали обширные материалы, позволившие составить представление о физико-географическом облике большинства озер Союза, их гидрохимических особенностях, о составе и количестве бентоса и планктона, о составе ихтиофауны и состоянии рыбных запасов.

Эти исследования, проводившиеся главным образом Всесоюзным научно-исследовательским институтом озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ) и его отделениями, Государственным гидрологическим институтом (ГГИ), Московским, Ленинградским, Молотовским, Томским, Иркутским и другими университетами, позволили разработать мероприятия по развитию рыбного хозяйства на многочисленных водоемах страны, по улучшению видового состава рыб многих озер и водохранилищ путем проведения акклиматизационных работ и подавления численности малоценных рыб.

Озера Союза в связи с их различным географическим положением, морфометрическими и гидрохимическими особенностями находятся на разных этапах своего существования. С. Г. Лешева (1933), изучая водоемы Алтая, описала ряд озер, находящихся в ультраолиготрофной стадии, т. е. особенно бедных биогенными элементами и планктоном. На противоположном конце длинного пути, который проходит развитие озер, должны быть поставлены водоемы, находящиеся на гиперэвтрофной стадии (Пирожников, 1932).

Большинство озер в северо-западных областях РСФСР, Белорусской ССР и прибалтийских республиках, а также в Западной Сибири находится на эвтрофной стадии существования. Одна из характерных и важных особенностей этих водоемов состоит в том, что их первичное дно скрыто под мощным слоем вторичных отложений, связанных с массовым развитием планктона.

Эти отложения, изучавшиеся С. И. Кузнецовым (1952), Л. Л. Россолимо (1937, 1949), Н. А. Мосевичем и др., являются кормовой базой для детритоядных олигохет и личинок хирономид, так как отличаются высоким содержанием органических веществ и обильно населены бактериями; последние имеют большое значение для питания и названных групп, и многих моллюсков, и большинства кладоцер и копепод, как это установлено работами Н. С. Гаевской (1948), А. Г. Родиной (1951), К. В. Горбунова (1953) и др. Насколько богаты данные отложения гумусом и органическим фосфором, показывают, например, данные Н. А. Мосевича

[1] Доклад, сделанный на расширенном заседании ученого совета ВНИОРХ 21 апреля 1954 г.

(1950) по ряду озер Новгородской и Великолукской областей. Гумус составляет в них от 20 до 43%, фосфаты в 100 г сухого грунта от 209 до 352 мг, органический фосфор — от 12 до 29% от общего. На исключительное обилие бактерий в донных отложениях озер указывают данные Косинской лимнологической станции, приводимые С. И. Кузнецовым (1952).

Массовое развитие планктона в эвтрофных озерах сопровождается образованием огромного количества детрита, и так как последний далеко не весь подвергается деструкции, окислению и минерализации, то его ежегодный избыток осаждается, пополняя донные отложения. Между тем численность и биомасса олигохет, хирономид и мелких моллюсков отнюдь не меняются параллельно и адэкватно росту этих отложений или увеличению в них гумуса, азота и фосфора. В результате возникло положение, когда донные отложения с их богатым бактериальным населением, представляющие по механическому и химическому составу прекрасную пищу для детритофагов, используются местной фауной в очень небольшой степени. Так как донные отложения из года в год пополняются, то вышеуказанная диспропорция увеличивается. Будучи богаты органическими веществами, эти отложения во всех случаях их гипераккумуляции (Жадин, 1940), как мы это видим в гиперэвтрофных водоемах (Пирожников, 1932), начинают играть, с точки зрения рыбного хозяйства, отрицательную роль. Последняя выражается в огромном потреблении растворенного кислорода на окислительные процессы, протекающие в толще воды и нелогене, в уменьшении и исчезновении кислорода, что приводит к летним и зимним заморам, к обеднению видового состава фауны рыб и беспозвоночных, к падению рыбохозяйственной ценности водоемов.

Лучшим мероприятием по борьбе с заилением эвтрофных озер и повышению их рыбопродуктивности было бы вовлечение в малый круговорот веществ значительного количества того детрита, который ежегодно отлагается на дне этих водоемов и отрицательно влияет на газовый режим и донную фауну; но если учесть обилие эвтрофных озер и большую площадь многих водоемов, то станет ясной практическая невозможность проведения мелиоративных работ указанного рода в более или менее солидных размерах. Однако есть и другой путь использования огромных количеств взвешенного и седиментированного детрита — это увеличение численности детритофагов путем интродукции в эвтрофные и мезотрофные водоемы таких пресноводных или эвригалинных солоноватоводных беспозвоночных, которые входят в состав пищи промысловых рыб в своем ареале и которые способны образовать массовые популяции в новых для них водоемах.

Данных для составления соответствующего списка таких детритоядных животных, к сожалению, недостаточно, так как биология и экология многих кормовых для рыб беспозвоночных известны не в такой мере, чтобы можно было твердо рассчитывать на их акклиматизацию в водоемах, отличающихся по тем или иным чертам от материнских. Мною сделана попытка составить список видов детритоядных беспозвоночных, заслуживающих, по мнению лаборатории гидробиологии ВНИОРХ, внимания в качестве объектов разведения или акклиматизации в различных водоемах с целью повышения рыбопродуктивности последних.

Прежде чем приводить этот список, я позволю себе отметить одно явление, характерное для сезонной динамики численности и биомассы бентоса пресных вод,— это летний минимум, особенно резко выраженный в эвтрофных озерах и вызываемый массовым окукливанием личинок хирономид и вылетом имаго. Это явление изучалось рядом исследователей — И. Люндбеком (Lundbeck, 1926), Е. Боруцким (1939), М. Л. Грандилевской-Декебах (1935) и др., но лишь сравнительно недавно была высказана ценная мысль о том, чтобы это, хотя и временное, но значительное сокращение корма для рыб компенсировать путем акклиматиза-

ции в эвтрофных и мезотрофных озерах животных, постоянно обитающих в водной среде, т. е. первично-водных.

Это предложение, выдвинутое Ц. И. Иоффе (в связи с изучением новгородских и великолукских озер в 1947—1948 гг.), было частично осуществлено: научные сотрудники нашей лаборатории Н. М. Ливинц и М. Б. Стругач в январе 1950 г. перевезли с Урала на Валдай около 500 тыс. экз. бокоплава Rivulogammarus lacustris и выпустили, приблизительно поровну, в оз. Пестово и Ивантеевское. Имеются — хотя и не очень достоверные — сведения о том, что уральский гаммарус акклиматизировался в этих водоемах. Таким образом, можно считать, что решение задачи пошло по верному пути — по пути обогащения придонной фауны озер ценными кормовыми объектами из числа первично-водных животных, именно — ракообразными.

Значительная работа по изучению некоторых гаммарид, мизид и кумацей, а также моллюсков проводится с 1946 г. Институтом гидробиологии Днепропетровского государственного университета и Институтом гидробиологии АН УССР.

Исходя из задачи повышения кормности оз. Ленина и ряда водохранилищ, сооружаемых на Юго-Западе нашей страны, П. А. Журавель (1952) и Ю. М. Марковский (1954) провели опыты перевозки и вселения в средний Днепр (в районе г. Киева) и оз. Ленина ряда видов из названных групп. Из бокоплавов перевезены Pontogammarus obesus и P. robustoides, из мизид — Paramysis sarsi, Mesomysis kowalewskyi и Limnomysis benedeni, из кумовых — Pseudocuma cercaroides, из моллюсков — Monodacna pontica и Micromelania lincta.

Задача увеличения и улучшения кормовых ресурсов для промысловых рыб возникла и перед организациями, разрабатывающими мероприятия по рыбохозяйственному освоению крупных водохранилищ, которые возникнут в связи с гидростроительством на Волге и Каме.

В связи с этой задачей, опираясь на известные работы Л. А. Зенкевича (1940, 1953), лаборатория гидробиологии ВНИОРХ (Ц. И. Иоффе и Л. П. Максимова) провела в 1952 и 1953 гг. исследования по биологии и экологии ряда видов из числа каспийских гаммарид и мизид, пригодных, согласно нашему предварительному заключению (Пирожников, 1952), для акклиматизации в будущем Сталинградском водохранилище. Осенью 1953 г. осуществлена и небольшая опытная перевозка в район Саратова мизиды Limnomysis benedeni и дельтовой формы Dikerogammarus haemobaphes, собранных в дельте Волги, на Дамчикском участке Астраханского государственного заповедника, на базе и при содействии которого проводились наши экспериментальные работы с кормовыми объектами [2].

Большой фактический материал об озерах, водохранилищах и реках Союза и их растительном и животном мире указывает на значительные особенности состава не только фауны рыб, но также планктона и бентоса различных районов и многих водоемов, особенности, имеющие положительное или отрицательное значение с точки зрения рыбного хозяйства и связанные как с геологической историей соответствующих областей, так и с современным физико-химическим режимом самих водоемов.

Некоторые особенности я считаю необходимым отметить, так как они имеют прямое отношение к рассматриваемой проблеме улучшения кормовых ресурсов промысловых рыб.

Зоопланктон огромного большинства озер, находящихся на обширной территории лесной зоны от Прибалтики до Енисея, по своему видовому составу чрезвычайно сходен. В основном он состоит из широко распро-

[2] В 1954 г. начатые исследования продолжались в дельте Дона применительно к задаче обогащения кормовой фауны Цимлянского водохранилища; они проводились Ц. И. Иоффе при участии Н. Корытовой, А. П. Гладких и М. Б. Стругача и завершились перевозкой 130 тыс. экз. мизид Mesomysis kowalewskyi.

страненных коловраток, кладоцер и копепод, из которых многие могут быть отнесены к категории убиквистов. Донная фауна этих водоемов также весьма сходна и состоит в основном из довольно определенного набора нематод, олигохет, пиявок, мелких двустворчатых моллюсков и личинок хирономид и гелеид. В зарослях обычны эти же группы (но другие виды), затем коловратки, Cladocera, Copepoda и Ostracoda, личинки ручейников, поденок, веснянок и стрекоз, личинки и имаго водяных жуков, водяные клопы, водяные клещи, мшанки, брюхоногие моллюски.

В северо-западных районах Союза, как выяснено работами ряда наших ученых, начиная с К. Ф. Кесслера (см. Герд, 1949), и в северных районах Западной и Средней Сибири, как впервые установлено П. Л. Пирожниковым (1931, 1933) и Е. В. Бурмакиным (1941), обитает группа видов ракообразных, имеющих первостепенное значение для питания высокоценных рыб и значительно повышающих кормность соответственных водоемов, поскольку сами они являются детритофагами. Это ледниково-морские реликты Limnocalanus macrurus, Mesidothea entomon, Pontoporeia affinis, Gammaracanthus lacustris, Mysis oculata relicta и пресноводно-гляциальный реликт Pallasea quadrispinosa.

Первоначально граница ареала ледниково-морских реликтов определялась максимальной высотой уровня соответствующих морей в периоды их четвертичных трансгрессий. Однако перечисленные рачки обитают далеко не во всех водоемах, находящихся на территориях, затоплявшихся морскими водами (Верещагин, 1925; Thienemann, 1928).

Как установлено С. В. Гердом (1949) на основании многолетних исследований, проводившихся Карело-Финским отделением ВНИОРХ, Карело-Финским государственным университетом и Карело-Финским филиалом АН СССР, Limnocalanus macrurus обитает в 33 озерах из 46 озер, в которых производились сборы, Mysis oculata relicta — в 31 из 44 озер, Pontoporeia affinis — в 37 из 44 озер, Pallasea quadrispinosa — в 35 из 45 озер [3]. Озер с Gammaracanthus оказалось только четыре, а с Mesidothea — лишь одно (Ладожское).

Исследования, проведенные О. Н. Гордеевым (1949), показали, что названные перакариды различны в экологическом отношении. Повышенной приспособляемостью отличается Pallasea quadrispinosa, на что указывает ее наличие не только во многих водоемах Карелии, но также в оз. Селигер, Псковском, Чудском, Валдайском и некоторых других. P. quadrispinosa обитает при температуре до 22,5°, переносит явный недостаток кислорода, встречается на различных грунтах, а также в зарослях макрофитов, размножается не только зимой (как это свойственно остальным реликтам ледникового времени), но и летом. Как показали исследования Ц. И. Иоффе (1948), в Ладожском оз. Pallasea распространена от прибрежных участков до глубины в 60 м, хотя в основном приурочена к поясу глубин в 11—30 м с песчанистыми и илистыми отложениями. В Чудском оз. Pallasea обитает на песчаных грунтах до глубины 5 м, а в Псковском — даже в пределах 2-метровой изобаты; местами держится в зарослях макрофитов. Ц. И. Иоффе считает, что распространению Pallasea за пределы указанных глубин препятствует, вероятно, специфический характер донных отложений (войлокоподобный растительный детрит).

Pontoporeia affinis, возможно, не более требовательна к физическим условиям, чем Pallasea. На это указывает не только значительное число населяемых ею озер в северо-западных районах Союза и на севере Сибири, но и эврибатность рачка и его приуроченность к заиленному песку и иловым отложениям, а также значительный диапазон температур, при которых он обитает (1,0—20,5°); P. affinis легко переносит понижение содержания кислорода до 4 см³/л (Гордеев, 1949).

Мизида реликтовая (Mysis oculata relicta) более чувствительна к фи-

---

[3] Недавно Н. В. Ломакиной (1949) указана для Перт-озера Pontoporeia filicornis.

зическим условиям, чем Pallasea и Pontoporeia. Ладожское оз., несомненно, вполне благоприятно для этой мизиды, и здесь она расселилась достаточно широко — от прибрежной зоны до участков глубиной в 60—70 м. Как показали исследования Ц. И. Иоффе (1948), относительно большие количества мизиды приурочены здесь к поясу глубин в 31—60 м; температура придонного слоя здесь выражается в 8—4°. Однако M. o. relicta держится в Ладожском оз. и на глубине 9—10 м при температуре 16,6°. О. Н. Гордеев (1949) определяет верхнюю температурную границу M. o. relicta в озерах Карелии в 19,2°, но отмечает, что распространение рачка связано главным образом «с глубинными участками», где температура воды не превышает 12°, а содержание кислорода не падает ниже 65% нормального насыщения.

В 1930 г. Mysis oculata relicta и Pallasea quadrispinosa были мною (Пирожников, 1931, 1933) обнаружены в относительно глубоком (40 м) озере Налимьем (водораздел рр. Таза и Енисея), находящемся на стадии существования, переходной от олиготрофной к мезотрофной; содержание кислорода в озере летом не падает ниже 88% нормального насыщения, температура на глубине 24 м 9,8°, содержание свободной углекислоты не превышает 4 мг. Характерными элементами зоопланктона озера являются Bosmina obtusirostris и Bythotrephes cederstroemii. Бентос состоит из турбелларий, амфипод Pallasea и Brandtia, личинок хирономид Monodiamesa и Lauterbornia, гастропод Valvata и Planorbis; в придонном слое много Mysis, являющейся компонентом не бентоса, а придонного нектона.

Насколько известно (Берг, 1934), это первая находка ледниково-морских реликтов вообще в озерах Сибири. Интересно, что в оз. Дашкино, которое находится в этой же ландшафтно-географической области и не отличается от оз. Налимьего по основному химизму, но имеет глубину не более 12 м, Mysis и Pallasea отсутствуют. Причины этого становятся ясны, как только мы обратимся к данным по термике и газовым условиям этого озера: температура воды в нем на глубине 10 м 13,2°, но содержание кислорода всего 37,7% нормального насыщения, количество свободной углекислоты — 18,3 мг. Совершенно иными оказались также зоопланктон и бентос. Первый здесь состоит в основном из Daphnia cucullata, Bosmina longirostris и Leptodora kindtii, бентос — из личинок Chironomus semireductus, Glyptotendipes polytomus, Procladius, Culicoides, моллюсков Sphaerium и Pisidium; в придонном слое были Sayomia plumicornis (Пирожников, 1933). Наконец, различной оказалась и фауна рыб. В оз. Налимьем из сиговых обычны чир, сиг и пелядь, есть также голец (Salvelinus sp.), а в оз. Дашкино из сиговых только пелядь, гольца нет, но зато много плотвы, окуня и щуки.

Мы привели эти данные для того, чтобы показать теснейшую связь, которая существует между составом планктона, бентоса и ихтиофауны, с одной стороны, и физикогеографическим обликом водоемов — с другой. Однако озера не представляют собой чего-то стабильного. Напротив, медленно или быстро, они изменяются в определенном направлении, проходя этапы или стадии существования, связанные с постепенным накоплением минеральных и органических веществ, с возникновением вторичных особенностей, с появлением качественно новых черт в химизме, газовом режиме, составе населения.

Фауна озер, находящихся в северо-западной гляциальной области, первоначально состояла из холодноводных видов, включая ряд форм, относимых ныне к ледниково-морским реликтам. За период, истекший со времени исчезновения фенно-скандинавского ледникового массива, большинство озер этих районов настолько изменилось в геоморфологическом и физико-химическом отношении, что ледниково-морские реликты в них исчезли совершенно. Фауна крупных и глубоких озер Северо-Запада состоит в настоящее время в основном из относительно холодноводных и оксифильных беспозвоночных (некоторые инфузории, коловратки, из кла-

доцер — Bythotrephes, Holopedium, некоторые олигохеты и планарии, ряд хирономид и ручейников, некоторые моллюски и др.), но это, конечно, не исходные виды, а их дериваты, возникшие в процессе длительной адаптации к новым термическим и газовым условиям.

В фауне мезотрофных озер эти элементы занимают еще заметное место, входя в состав планктона и донного населения. Что касается фауны эвтрофных озер, то она, будучи не столь разнообразной, как в мезотрофных водоемах, состоит целиком из менее требовательных к кислороду и другим факторам видов; количественно она является более обильной, однако не настолько, чтобы достаточно полно использовать имеющийся в этих озерах и ежегодно образующийся детрит.

Принципиально такую же картину мы видим в Западной Сибири, где имеется множество озер ледниково-эрозионного и флювиогляциального происхождения, находящихся в большинстве своем на мезотрофной и эвтрофной стадиях существования.

Вопрос о ценных кормовых объектах, которые следовало бы использовать для обогащения кормовой базы промысловых рыб озер, обсуждался в нашей лаборатории. Мы пришли к заключению, что не имеет смысла пытаться вселять ледниково-морские реликты в эвтрофные водоемы (включая и находящиеся на территории великого оледенения), но они, безусловно, пригодны для акклиматизации в олиготрофных и мезотрофных озерах Урала и Южной Сибири.

Учитывая гидрохимический режим обычных эвтрофных озер, мы считаем, что следует провести опыты пересадки в эти водоемы наиболее резистентных форм из каспийских реликтовых перакарид, именно — бокоплава Pontogammarus robustoides, мизид Mesomysis kowalewskyi и Limnomysis benedeni, кумацеи Pseudocuma cercaroides.

Данные о распределении перакарид в низовьях южных рек и приустьевых районах моря, имеющиеся в работах А. Л. Бенинга (1924), А. В. Мартынова (1924), А. Н. Державина (1939), Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1947, 1949, 1953), П. А. Журавеля (1940, 1952), И. П. Лубянова (1953), Ю. М. Марковского (1954), указывают на известную неприхотливость названных видов. Они могут быть отнесены к эвритермным и эвригалинным, переносят значительный дефицит кислорода, обитают на различных грунтах и в зарослях, в разнообразных водоемах — в наших южных морях, лиманах, дельтовых рукавах, старицах и пойменных озерах, есть они и в Днепровском водохранилище.

Эти виды представляются нам пригодными и для вселения в крупные южные водохранилища, из которых Днепровское (оз. Ленина) и Цимлянское уже существуют, другие же — Каховское, Кременчугское, Сталинградское и Куйбышевское — возникнут в ближайшие годы.

В связи с разработкой мероприятий по рыбохозяйственному освоению сооружаемых и проектируемых водохранилищ ряд исследователей рассматривали вопрос о вероятном составе фауны этих водоемов и путях ее улучшения. Имеется и небольшой опыт практического осуществления предложений по вселению некоторых ценных кормовых объектов в новые водоемы или в районы будущих водохранилищ. Этот опыт, хотя и не полно, освещен в работах П. А. Журавеля (1950, 1952), И. П. Лубянова (1953), Ю. М. Марковского (1954).

Тем не менее вопрос о путях и методах повышения кормовой базы вышеуказанных водохранилищ еще нельзя считать разработанным настолько, чтобы оставалось составить календарный план и смету расходов, заказать необходимое оборудование и приступить к работам по массовому завозу объектов, намеченных для интродукции в новые водоемы.

Прежде всего, нет ясности по вопросу о рациональном наборе объектов акклиматизации. Так, П. А. Журавель (1952) рекомендует для введения в Каховское водохранилище более 26 видов, т. е. почти весь комплекс форм каспийского типа, характерный для устьев наших южных рек и

прицустьевых районов моря. Однако бо́льшая часть этих видов обитает и в нижнем Днепре, т. е. в сфере подпора Каховской ГЭС, следовательно, обязательно окажется в новом водоеме. В связи с этим первая задача состоит в том, чтобы уточнить будущее данного фаунистического комплекса в прогнозируемых условиях Каховского водохранилища и далее поступить так или иначе в зависимости от того, как выглядит это будущее. Заблаговременное и правильное решение этого вопроса позволит сэкономить значительные средства. Если можно уже теперь сказать, что большинство перакарид из числа свойственных нижнему Днепру, оказавшись в Каховском водохранилище, натурализуется в нем, то число кормовых объектов, намечаемых к перевозке и вселению, тем самым можно будет резко сократить.

Как П. А. Журавель (1952), так и Ю. М. Марковский (1954), наряду с такими ценными кормовыми объектами, как мизиды и гаммариды, рекомендуют вселять в водохранилища эстуарных моллюсков (Monodacna pontica, Micromelania lineta). После успешного опыта перевозки и вселения этих моллюсков в средний Днепр, оз. Ленина и верхнюю часть будущего Каховского водохранилища (Марковский, 1954) можно не сомневаться, что они акклиматизируются здесь, будут размножаться и войдут в состав пищи ряда бентосоядных рыб. Однако кормовая ценность моллюсков для рыб настолько мала, что возникает сомнение в целесообразности данного мероприятия.

Среди различных водоемов нашей страны, кормность которых необходимо повысить, особое место занимают солоноватоводные озера Казахстана и Западной Сибири. Я имею в виду Балхаш, Ала-Куль, Сасык-Куль, Чархал, Тургайские озера, Акмолинские озера, Чаны, Сартлан и некоторые другие. К ним по степени минерализации и солевому составу воды примыкает Иссык-Куль.

В этих водоемах развивается специфический по составу, но отнюдь не бедный планктон, в них образуется много детрита; последний поступает также извне, с поверхностным стоком, и, таким образом, пищевой фактор едва ли лимитирует количественное развитие бентоса в этих озерах. Тем не менее бентос в Балхаше, Ала-Куле, Иссык-Куле очень беден, как беден и видовой состав всей фауны этих своеобразных водоемов, изучавшихся Л. С. Бергом, П. Ф. Домрачевым, В. В. Васнецовым, П. А. Дрягиным, а в последние 15 лет — Балхашским отделением ВНИОРХ (А. М. Самонов и др.).

Еще в 20-х годах В. Н. Беклемишев (1922), рассматривая вопрос о фаунистической бедности Аральского моря, указал на необычное и физиологически неблагоприятное сочетание сульфатов натрия, калия, магния и кальция, не позволяющее обитать здесь большому числу видов, обычных в Каспийском море. Вода Балхаша, Ала-Куля и Иссык-Куля тоже представляет собою физиологически неуравновешенный раствор, к жизни в котором адаптировались лишь немногие из пресноводных и солоноватоводных беспозвоночных.

Балхашская вода неблагоприятна для каспийских ракообразных не только в восточной части озера, как показали Я. А. Бирштейн и Г. Н. Беляев (1946), но, повидимому, и в западной, где ионы-антагонисты также не уравновешены. Физико-химические особенности чрезвычайно осложняют задачу обогащения фауны Балхаша, Ала-Куля и Иссык-Куля ценными кормовыми объектами. В Балхаше отрицательно влияет на донные организмы, повидимому, еще характер и взмучивание донных отложений, состоящих в основном из очень мелких минеральных частиц (глинозем)[1].

Тем не менее не следует отказываться от идеи пополнения фауны этих крупных водоемов путем вселения ценных кормовых объектов. По плане

[1] Как показал Д. Г. Сапожников (1954), наиболее распространены в Балхаше алевритовые, известково-доломитовые и глинисто-известковые илы.

му мнению, следует взять не байкальские и даже не каспийские виды, а аральские, именно — бокоплава Pontogammarus aralensis и моллюска Adacna minima, а для оз. Иссык-Куль и Ала-Куль еще и севанского бокоплава Gammarus lacustris, хорошо изученного А. К. Маркосяном (1948). Аральский бокоплав, вероятно, сможет акклиматизироваться и в неглубоких солоноватоводных озерах Тургайской области и Северного Казахстана, а также Южной Сибири, в дополнение к местному гаммарусу, обычному в прибрежной зоне этих озер (Пирожников, 1929, 1932).

Нам остается рассмотреть вопрос о байкальских гаммаридах как объектах акклиматизации. Фауна амфипод Байкала, ныне хорошо известная благодаря А. Я. Базикаловой (1945), богата и самобытна, но возможности использования ее ограничены. Ведь большинство байкальских бокоплавов обитает на участках бентали, имеющих глубину в несколько сот метров. Такие виды, может быть, пригодны для перенесения в наши глубокие озера со слабо минерализованной водой — Телецкое, Ладожское, Онежское, Имандра, Курильское, Кроноцкое,— но в обычных наших озерах они жить, конечно, не будут.

Я считаю, что речь должна идти о тех гаммаридах, которые обитают в литоральной зоне Байкала и в так называемых сорах, т. е. мелководных водоемах, связанных с Байкалом. Эти прибрежные виды, относящиеся к родам Gmelinoides, Micruropus, Eulimnogammarus, Crypturopus и частично широко расселившихся по Ангаре и Енисею (Кожов, 1931; Пирожников, 1937; Грезе, 1951), и следует использовать для акклиматизации в озерах и водохранилищах с галечным, щебнистым и песчаным побережьем и слабо минерализованной, но не очень теплой водой. Так, они подойдут, вероятно, для верхнеобских водохранилищ (у гг. Новосибирска и Камень), для водохранилищ на Иртыше, на верхней Каме, может быть, на Днестре [5].

Исходя из вышеизложенных соображений, мы считаем целесообразным проведение работ по акклиматизации тех или других кормовых беспозвоночных в мезотрофных и эвтрофных озерах Белоруссии, Латвии и Эстонии, Великолукской, Новгородской и Калининской областей, в существующих и сооружаемых водохранилищах на Днепре, Волге и других реках страны, наконец, в крупных озерах Средней Азии и Южной Сибири.

Однако первоначальный вариант плана акклиматизационных работ оказался, как отметили мои товарищи по лаборатории М. Ф. Соколова, Ц. И. Иоффе, Л. П. Максимова и др., громоздким и нереальным. В связи с этим я привожу здесь уточненный проект плана (см. таблицу), согласно которому работы по акклиматизации проводятся в порядке полупроизводственных опытов в некоторых мезотрофных и эвтрофных озерах Северо-Запада Союза, Урала и Сибири, в крупных водохранилищах и в оз. Ильмень, Балхаш, Ала-Куль, Иссык-Куль и Зайсан. Этим, конечно, не исключается планирование аналогичных работ на озерах других районов страны и на водохранилищах Кременчугском, Горьковском, Молотовском и др., но проведение этих работ целесообразно отнести на 1958—1960 гг., когда они будут опираться на значительный опыт предшествующих работ.

В качестве объектов первоочередных акклиматизационных работ намечены 18 видов, в том числе десять видов гаммарид, три вида мизид, один вид кумацей, два вида копепод, один вид полихет и один вид моллюсков. Мы ограничились этим сравнительно небольшим набором видов, так как большинство их довольно хорошо известно в биологическом и экологическом отношении; часть их уже использовалась для опытных перевозок, давших положительный результат (см. выше).

Учитывая новизну данной проблемы, необходимо организовать проведение значительных экспериментальных работ с каспийскими, северными

[5] Биология и продукционные возможности ряда байкальских гаммарид недавно освещены в работе М. Ю. Бекман и А. Я. Базикаловой (1951).

Водоемы, фауну которых целесообразно обогатить, объекты, намечаемые к акклиматизации в этих водоемах, и источники материала

Водоемы вселения	Объекты акклиматизации	Источники
Оз. Ладожское и Онежское	Epischura baicalensis Sars[1] Macrohectopus branickii (Dyb.)[2]	Оз. Байкал
Оз. Тургояк и другие мезотрофные озера Урала	Pontoporeia affinis Lindstr. Mysis oculata relicta Loven	Ладожское оз. Оз. Налимье[3]
Мезотрофные озера Прибалтики, Великолукской и Новгородской областей, Белоруссии	Pallasea quadrispinosa Sars Pontoporeia affinis Lindstr.	Псковско-Чудской водоем Ладожское оз.
Мезотрофные озера Южной Сибири	Gmelinoides fasciatus (Stebb.) Mysis oculata relicta Loven	Оз. Налимье[3] » »
Эвтрофные озера Прибалтики, Великолукской и Новгородской обл., оз. Ильмень и Псковско-Чудской водоем	Pontogammarus robustoides (Grimm) Pseudocuma cercaroides Sars Mesomysis kowalevskyi Czern.	Озеро Ленина[4] или Днепровско-Бугский лиман
Оз. Балхаш	Pontogammarus aralensis (Uljanin) Adacna minima	Аральское море
Оз. Иссык-Куль и Ала-Куль	Gammarus lacustris Sars Pontogammarus aralensis (Uljanin) Adacna minima	Оз. Севан Аральское море » »
Оз. Зайсан и Усть-Каменогорское водохранилище	Pontogammarus robustoides (Grimm) Limnomysis benedeni Czern.	Дельта Волги
	Micruropus wahli (Dyb.) Gmelinoides fasciatus (Stebb.) Eulimnogammarus cyaneus (Dyb.)	Оз. Байкал
Оз. Телецкое	Epischura baicalensis Sars Macrohectopus branickii (Dyb.)[2] Eulimnogammarus cyaneus (Dyb.) Ommatogammarus albinus (Dyb.)	Оз. Байкал
	Mysis oculata relicta Loven	Оз. Налимье[3]
Новосибирское и Каменское водохранилища на верхней Оби	Micruropus wahli (Dyb.) Micruropus possolskii Sow. Gmelinoides fasciatus (Stebb.) Eulimnogammarus cyaneus (Dyb.) Macrohectopus branickii (Dyb.)[2]	Оз. Байкал
Братское водохранилище на Ангаре	Epischura baicalensis Sars[5] Macrohectopus branickii (Dyb.)[5]	Оз. Байкал

[1] Предложение М. Ф. Соколовой, см. также работу О. М. Кожовой (1953).
[2] Рекомендуется нами как потребитель диатомей, коловраток и мелких копепод.
[3] На водоразделе рр. Таза и Енисея (Пирожников, 1931, 1933).
[4] Днепровское водохранилище (Журавель, 1952; Марковский, 1954).
[5] Эти пелагические рачки, несомненно, войдут в состав планктона водохранилища Иркутской ГЭС, поскольку оно будет заливом Байкала. С водами, сбрасываемыми в нижний бьеф, эти рачки будут попадать и в Братское водохранилище, следовательно, в данном случае возможны их естественное расселение и натурализация, но следует учитывать и то обстоятельство, что в незарегулированной Ангаре ни Epischura, ни Macrohectopus, в отличие от ряда донных видов, не были найдены.

Водоемы вселения	Объекты акклиматизации	Источники
Цимлянское водохранилище	Hypania invalida Grube Mesomysis kowalevskyi Czern.	Дельта Дона
Куйбышевское и Сталинградское водохранилища	Hypania invalida Grube Heterocope caspia Sars Pontogammarus robustoides (Grimm) Pseudocuma cercaroides Sars Mesomysis kowalevskyi Czern. Limnomysis benedeni Czern.	Дельта Волги и Северный Каспий
Рыбинское водохранилище	Pontoporeia affinis Lindstr. Mysis oculata relicta Loven	Ладожское или Онежское оз.
Рр. Лена, Печора и Амур (Шилка и Зея)	Eulimnogammarus cyaneus и некоторые другие Gmelinoides fasciatus (Stebb.) Micruropus wahli и некоторые другие	Енисей или Ангара

и байкальскими ракообразными, чтобы полнее выявить и охарактеризовать виды, пригодные для вселения в крупные озера и водохранилища с целью повышения рыбохозяйственной ценности последних.

В настоящее время, когда работы по акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных входят в плановое русло, обязательным является паразитологическое исследование намечаемых к перевозке объектов. Это требование распространяется и на беспозвоночных. Известно, что ряд гастропод и копепод является промежуточными хозяевами некоторых трематод, цестод и других паразитических червей. Несвободны от паразитов и некоторые из рекомендуемых амфипод, как показали О. Н. Бауер и Н. П. Никольская (1952) в отношении Pontoporeia affinis, а Е. А. Богданова — в отношении некоторых каспийских гаммарид и мизид из числа обитающих в дельте Волги. Во избежание заноса в водоем, кормовая фауна которого подлежит обогащению, новых для этого водоема и опасных для местных ценных рыб паразитов необходимо проводить паразитологическое обследование каждой партии кормовых организмов, отобранных для перевозки.

Для обогащения кормовой базы рыб водохранилищ целесообразно использовать, по нашему мнению, также некоторых беспозвоночных из близлежащих водоемов, например водяного ослика (Asellus aquaticus), уральского и сибирского бокоплава Gammarus lacustris.

Как показал В. Я. Леванидов (1949), A. aquaticus потребляет в пищу опавшие листья ольхи, вяза, осины, клена, березы и дуба, а также гниющую луговую траву, ряд водорослей и водных макрофитов — в общем, растительный материал, который является обычным и в водохранилищах в лесной зоне. По тем же данным, количество водяных осликов в прудах лесных парков и некоторых озерах может достигать 5600—7280 экз/м². По данным М. В. Желтенковой (1952), средний вес A. aquaticus длиной в 7—9 мм составляет 7,1 мг, следовательно, образуемая этим рачком биомасса может достигать 39,7—51,7 г/м². По расчетам этого же автора, потенциальная продукция 2200 экз. A. aquaticus к концу года (при условии выживания всех особей до взрослого состояния) может составить 23,4 кг/м², т. е. быть очень высокой.

На Среднем Урале для подкормки и приманки промысловых рыб в их естественной обстановке широко используется уральский гаммарус, или

по-местному — мормыш (Дексбах, 1952). При такой подкормке концентрация рыб быстро и резко возрастает, и лов бывает очень успешным. На Среднем Урале давно и широко практикуется пересадка гаммаруса в те озера, где надо улучшить рост рыбы. Мормыш легко переносит перевозку на большое расстояние. Учитывая высокую кормовую ценность гаммаруса и его слабую зараженность паразитами, следует согласиться с предложением Н. К. Дексбаха об использовании этого рачка для акклиматизации в водохранилищах и других водоемах.

Наконец, той же цели обогащения кормовой базы промысловых рыб могут служить и работы по более широкому расселению в новых водоемах таких ценных гаммарид, которые в незарегулированных реках являются стенотопными, т. е. приурочены к определенному биотопу, занимающему небольшую площадь. Таков, например, бокоплав Dikerogammarus haemobaphes, обитающий в правобережной рипали Волги (Бенинг, 1924). Наши опыты, проведенные в 1953 г., показали, что этот бокоплав может обитать и размножаться не только на камнях, покрытых кладофорой, но и в среде с большим количеством органических остатков и пониженным содержанием кислорода. Однако естественное расселение D. haemobaphes может быть затруднено. Например, в Куйбышевском и Сталинградском водохранилищах помехой такому расселению будет коренное русло Волги. Поэтому представляется целесообразной искусственная пересадка больших количеств этого бокоплава в восточные мелководные районы, чтобы таким путем создать здесь дополнительный и ценный вид корма для промысловых рыб новых крупных водохранилищ.

Литература

Аристовская Г. В., 1953. Основные показатели кормовой базы Куйбышевского водохранилища, Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 113, 1.

Базикалова А. Я., 1945. Амфиподы озера Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. станции, т. XI.

Бауер О. Н. и Никольская Н. П., 1952. Новые данные о промежуточных хозяевах паразитов сига, ДАН СССР, т. 84, № 5.

Беклемишев В. Н., 1922. Новые данные о фауне Аральского моря, Русск. гидробиол. журн., т. I, № 9—10.

Бекман М. Ю. и Базикалова А. Я., 1951. Биология и продукционные возможности некоторых байкальских и сибирских бокоплавов, Тр. проблем. и тематич. совещаний ЗИН АН СССР, I.

Бенинг А. Л., 1924. К изучению придонной жизни р. Волги. Саратов.

Берг Л. С., 1934. О предполагаемых морских элементах в фауне и флоре Байкала, Изв. АН СССР, № 2—3.

Бирштейн Я. А. и Беляев Г. Н., 1946. Действие воды озера Балхаш на волго-каспийских беспозвоночных, Зоол. журн., т. XXV, вып. 3.

Боруцкий Е. В., 1939. Динамика биомассы Chironomus plumosus профундали Белого озера, Тр. лимнол. станции в Косине, вып. 22.

Бурмакин Е. В., 1941. Кормовые ресурсы Гыданского залива и близлежащих водоемов, Тр. Ин-та полярн. земледелия и промысл. хоз-ва, вып. 15.

Верещагин Г. Ю., 1925. К вопросу об элементах морской фауны и флоры в пресных водах Европейской России, Тр. I. Всеросс. гидрол. съезда, т. 1.

Гаевская Н. С., 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи, Сб. памяти акад. С. А. Зернова, Изд-во АН СССР.

Герд С. В., 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии, Тр. Карело-Финск. ун-та, т. IV.

Горбунов К. В., 1953. Распад остатков высших водных растений и его экологическая роль в водоемах, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. V.

Гордеев О. Н., 1949. Реликтовые ракообразные озер Карелии, Автореф. канд. дисс. Карело-Финск. ун-та, № 1.

Грандилевская-Дексбах М. Л., 1935. Материалы к биологии Chironomidae различных водоемов, Тр. лимнол. станции в Косине, вып. 19.

Грезе В. Н., 1951. Байкальские элементы фауны как акклиматизационный фонд, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. III.

Дексбах Н. К., 1952. Мормыш (Gammarus lacustris) в водоемах Среднего Урала и Зауралья (распространение, экология, использование), Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. IV.

Державин А. Н., 1939. Мизиды Каспия, изд. АН Азербайджанск. ССР.

Жадин В. Ф., 1949. Пути повышения биологической продуктивности озера Балхаш, Рыбн. хоз-во, № 10.
Жадин В. И., 1940. Фауна рек и водохранилищ, Тр. ЗИН АН СССР, т. V, вып. 3.
Желтенкова М. В., 1952. Размножение и рост водяного ослика, Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва, т. IV.
Журавель И. А., 1950. К проблеме обогащения кормности водохранилищ юго-востока Украины, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2. — 1952. О фауне лиманного комплекса системы Нижнего Днепра и прогноз ее формирования в Каховском водохранилище. Вестн. Н.-иссл. ин-та гидробиол. Днепропетровск. гос. ун-та, т. IX.
Зенкевич Л. А., 1940. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки, Бюлл. МОИП, т. 49, вып. 1. — 1953 (ред.). Акклиматизация нереис в Каспийском море, изд. МОИП.
Иоффе И. И., 1948. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение, Изв. ВНИОРХ, т. XXVI, вып. 2.
Кожов М. М., 1931. Материалы к фауне р. Ангары, Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутск. ун-те, т. V, вып. 4.
Кожова, О. М., 1953. Питание Epischura baicalensis Sars из оз. Байкал, ДАН СССР, т. XC, № 2.
Кузнецов С. И., 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд-во АН СССР.
Левандов В. Я., 1919. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 1.
Лепнева С. Г., 1933. Типы озер района Телецкого озера, Исследования озер СССР, вып. 3.
Ломакина Н. Б., 1949. Новые для СССР виды реликтовых амфипод рода Pontoporeia, ДАН СССР, т. 68, № 6.
Лубянов И. П., 1953. О новых видах ракообразных, акклиматизированных в Днепровском водохранилище, Допов. АН УРСР, № 2.
Марковский Ю. М., 1954. Результаты работы Института гидробиологии Академии наук УССР по переселению некоторых кормовых беспозвоночных, Тр. совещаний Ихтиол. комиссии АН СССР, вып. 3.
Маркосян А. К., 1948. Биология гаммарусов озера Севан, Тр. Севанск. гидробиол. станции, т. X.
Мартынов А. В., 1924. К познанию реликтовых ракообразных Нижнего Дона, Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, т. XXV.
Мордухай-Болтовской Ф. Д., 1917. К вопросу об увеличении кормовых ресурсов в пресных водоемах, Природа, № 12. — 1949. Жизненный цикл некоторых каспийских гаммарид, ДАН СССР, т. 64, № 5. — 1953. Экология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.
Пирожников П. Л., 1929. К познанию озера Сартлан в лимнологическом, гидробиологическом и рыбохозяйственном отношениях, Тр. Сибирск. научн. рыбохоз. станции, т. IV, вып. 2. — 1931. К географическому познанию области, находящейся между реками Тазом и Енисеем, Землеведение, т. XXXIII, вып. 1—2. — 1932. К лимнологии Барабинских озер в связи с учением о типах водоемов, Arch. f. Hydrobiol., т. 24. — 1933. Водораздел рек Таза и Енисея и его озера, там же, т. 25. — 1937. Морские и байкальские элементы в фауне р. Енисея, Бюлл. МОИП, т. 46, вып. 3. — 1954. Кормовая база и рыбопродуктивность Сталинградского водохранилища (предварительный анализ), Изв. ВНИОРХ, т. XXXIV.
Родина А. Г., 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов, Тр. проблемных совещаний ЗИН АН СССР, вып. 1.
Россолимо Л. Л., 1937. Материалы к познанию седиментации озерных отложений, Тр. лимнол. станции в Косино, вып. 21. — 1949. Седиментация отложений в Глубоком озере, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 1.
Сапожников Д. Г., 1954. Осадкообразование в озерах засушливой зоны СССР. Озеро Балхаш, в кн. «Образование осадков в современных водоемах», Изд-во АН СССР.
Lundbeck I., 1926. Die Bodentierwelt der norddeutschen Seen, Arch. f. Hydrob., Suppl. Bd. VII.
Thienemann A., 1928. Die Reliktenkrebse Mysis relicta, Pontoporeia affinis, Pallasea quadrispinosa und die von ihnen bewohnten norddeutschen Seen, Arch. f. Hydrobiol., Bd. XIX.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

К ФАУНЕ ПИЯВОК БАССЕЙНА РЕКИ АМУРА

Е. И. ЛУКИН

Кафедра зоологии Харьковского зоотехнического института

Фауна пиявок бассейна р. Амура до сих пор систематически не изучалась. В литературе имеются лишь отдельные указания о нахождении некоторых видов Hirudinea в названном бассейне (Плотников, 1907; Щеголев, 1916, 1949; Погансон, 1935; Ливанов, 1940; Догель и Ахмеров, 1946). Между тем общеизвестно какой большой зоогеографический интерес представляет собою изучение амурской гидрофауны. Поэтому я охотно взялся за обработку произведенных сотрудниками Амурского отделения Всесоюзного Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в бассейне р. Хора — притока Уссури — сборов пиявок. Среди присланных мне сборов оказались также пробирки с пиявками из других пунктов бассейна Амура. Большинство сборов произведено В. Я. Левчиновым. Считаю своим долгом принести искреннюю благодарность Н. М. Леванидовой, участвовавшей в производстве указанных сборов и организовавшей передачу мне столь интересного материала.

Краткие сведения о материале

Всего мною было обработано 88 сборов. Пиявки были собраны в 1949—1952 гг. и зафиксированы спиртом и формалином. В большинстве случаев окраска червей сохранилась вполне удовлетворительно; сильной дешигментации подверглись, повидимому, только экземпляры Hemiclepsis marginata и Haemopis sanguisuga. Привожу список местонахождений.

I. Река Хор: 1) Павловские ключи — 25 сборов; 2) протока Потошились — 16 сборов; 3) протока Полевая — один сбор; 4) протока Большая — два сбора; 5) старица Большой протоки за лагерем — один сбор; 6) протока Телефон — два сбора; 7) протока Болдариха — два сбора; 8) заболоченная старица в районе р. Хора — один сбор; 9) озеро в районе Георгиевской рыболовной мелиоративной станции на р. Хоре — один сбор.

II. Другие водоемы: 10) р. Кия (приток р. Уссури) — три сбора; 11) р. Бирушка (приток р. Кии) — 15 сборов; 12) оз. Теплое (бассейн р. Биры) — шесть сборов; 13) протока из оз. Теплое в Биру — четыре сбора; 14) пятая канава Тепловского рыбоводного завода — два сбора; 15) оз. Хиванда, образовавшееся р. Хивандой при впадении ее в Амур, — один сбор; 16) р. Хиванда (нижнее течение Амура) — один сбор; 17) устье правой протоки р. Хиванды — один сбор; 18) ручей, впадающий в р. Хиванду, — один сбор; 19) ручей у Панайской Болони (нижнее течение Амура) — два сбора; 20) р. Амгунь у с. Серго-Михайловского — один сбор; 21) р. Мы — один сбор (с горохами).

Обзор найденных видов

1. Piscicola geometra (L.). Местонахождения: № 13, 21. Рыбья пиявка была обнаружена только в двух сборах, что, несомненно, объясняется малым количеством осмотров рыб, ибо в одном сборе, произведенном на горбуше, была масса экземпляров P. geometra. По своим внешним признакам осмотренные экземпляры рыбьей пиявки были вполне похожи на обычных представителей этого вида. Нужно сказать, что последний широко распространен в Сибири (от бассейна Оби до Анадыря) и встре-

чается чаще других пиявок, паразитирующих на рыбах (Петрушевский и Бауэр, 1948). Бо́льшая часть червей, снятых с горбуши, отличалась крупными размерами (до 35 мм в длину и 5 мм в ширину).

В связи с массовым нахождением P. geometra на горбуше возникает ряд вопросов: как скоро после попадания этой проходной рыбы в реки она подвергается нападению пиявок и в какой части реки это совершается; паразитируют ли эти пиявки в большом количестве на молоди горбуши (и других проходных рыб) и где именно паразиты оставляют своих хозяев перед миграцией последних в море, ибо P. geometra в морях (имеющих нормальную соленость), повидимому, не живет. Интересен также вопрос, подвергаются ли (и насколько часто) нападению со стороны этих пиявок погибающие после нереста лососевые. Поскольку рыбьи пиявки могут причинять большой вред промысловым рыбам, изучение экологии этих пиявок в условиях бассейна р. Амура представляет значительный интерес.

2. Hemiclepsis marginata (O. F. Müller). Местонахождения: № 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. Эта пиявка, тоже паразитирующая на рыбах, но могущая питаться и кровью других животных, повидимому, весьма широко распространена в бассейне Амура. Она была найдена в 29 сборах и по частоте нахождений стоит на втором месте (после Herpobdella octoculata). К этому следует добавить, что в отдельных сборах попадалось немалое количество экземпляров рассматриваемого вида. Следовательно, условия существования для этого паразита рыб в бассейне Амура весьма благоприятны. Между тем в водоемах Западной Сибири, где рыбное население довольно многочисленно, H marginata очень редка (Титова, 1946; Круглова, 1951; Лукин, 1955). Такое же явление было отмечено мною по материалам из Коми АССР. В южных же пунктах Восточной Сибири (Лукин, 1955), как и на большей части Европейской территории СССР, H. marginata, повидимому, довольно обычна. Экология интересующего нас вида, в сущности, плохо изучена (впрочем, это утверждение применимо к большинству видов пиявок), и поэтому трудно сказать, чем объясняются отмеченные выше особенности в распространении H. marginata. Она, например, менее чувствительна к недостатку кислорода, чем Piscicola geometra (Лукин, 1929), а между тем последняя, повидимому, шире распространена в Сибири, чем первая. Может быть, она хуже, чем P. geometra, переносит длительное охлаждение воды, характерное для большинства водоемов Сибири (и Коми АССР). Однако для такого утверждения пока нет никаких данных. И все-таки создается впечатление, что в местностях с более суровым климатом Hemiclepsis marginata выживают хуже, чем ряд других пиявок (Glossiphonia complanata, Helobdella stagnalis и в особенности Herpobdella octoculata и H. testacea var. nigricollis). Конечно, при решении этого вопроса следует проанализировать и роль остальных факторов среды (химический состав растворенных в воде веществ, роль других хозяев, кроме рыб, например земноводных, и т. д.).

3. Glossiphonia complanata (L). Местонахождения: № 1, 2, 3, 12. Одна из самых распространенных пиявок, хотя она редко попадается в массовом количестве. В Западной и Восточной Сибири этот вид, по предварительным данным (Лукин, 1955), оказался на втором месте по числу водоемов, в которых он был обнаружен. Между тем в исследованном материале он был найден всего в девяти сборах, т. е. встречался в три раза реже, чем Hemiclepsis marginata. До тех пор, пока этот факт не будет подтвержден последующими, более обширными исследованиями фауны пиявок бассейна р. Амура, нет смысла обсуждать его, но я считал нужным обратить на него внимание.

4. Glossiphonia heteroclita (L.). Местонахождение: № 11. Эта маленькая глоссифония попалась всего в одном сборе и притом только в одном экземпляре. Тем не менее вполне возможно, что она

встречается в бассейне р. Амура нередко [1], но не была обнаружена вследствие однообразия исследованных водоемов (нужно учесть, что эта пиявка распространена неравномерно даже в тех местах, где она считается обычной). Кроме того, G. heteroclita довольно плохо заметна из-за небольшой величины и значительной прозрачности тела. Мое предположение о нередкой встречаемости G. heteroclita в бассейне Амура подкрепляется следующими соображениями. В Западной Сибири и Коми АССР этот вид не был мною обнаружен, но он был найден (и в большом количестве) в южных пунктах Восточной Сибири (окрестности Иркутска, Забайкалье), хотя я имел из последней в несколько раз меньше сборов, чем из первых двух частей СССР. Далее — есть нечто общее, по моему мнению, в распространении Glossiphonia heteroclita и Hemiclepsis marginata, и нахождение последней в большом количестве в бассейне р. Хора дает основание предполагать, что и первая встречается там не редко.

5. Helobdella stagnalis (L.). Местонахождения: № 2, 9. Была обнаружена всего в трех сборах. Трудно поверить, чтобы эта пиявка — одна из самых распространенных — встречалась в бассейне р. Амура так редко (хотя в Сибири она менее распространена, чем в более теплых местах) [2]. Может быть, редкость H. stagnalis в материале, изученном для данной статьи, объясняется причинами, указанными выше для Glossiphonia heteroclita, и прежде всего тем, что вследствие недочетов методики сборов коллекторами пропускались именно мелкие пиявки. Характерная для этого вида пластиночка на спине была хорошо выражена. Пиявки достигали средней для данного вида величины (в длину до 6 мм, в ширину до 3 мм).

6. Haemopis sanguisuga (L.). Местонахождения: № 1, 2, 19. Большая ложноконская пиявка была обнаружена всего в четырех сборах. Так как эта пиявка легко бросается в глаза при сборах водных животных, то вполне вероятно, что она встречается в исследованном районе не часто. Этот вывод подкрепляется тем фактом, что в Сибири, по моим данным, большая ложноконская пиявка распространена значительно меньше, чем в более теплых местах СССР.

Имевшиеся в моем распоряжении экземпляры были невелики: наибольший из них имел в длину 50 мм, а в ширину 9 мм. Расстояние между половыми отверстиями было немногим меньше пяти колец.

7. Herpobdella octoculata (L.). Местонахождения: № 1, 2, 3, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 20. Одна из самых распространенных пиявок — была обнаружена во многих сборах из исследованного района и часто в значительном количестве. По числу сборов, в которых она была обнаружена, и по числу найденных экземпляров она стоит на первом месте. Рассмотрение большого количества экземпляров этого вида показало, что изменчивость его в бассейне Амура весьма значительна. Всех рассмотренных герпобделл можно было разделить на следующие группы:

1) Типичные представители H. octoculata, темно окрашенные, с характерными желтыми пятнышками, довольно правильно расположенными по кольцам.

2) Близкие к типичным, но с очень мелкими, иногда едва заметными на темном фоне желтыми пятнышками, весьма крупные (около 50 мм в длину) пиявки.

3) Пиявки с размытым (редуцированным) темным пигментом, но все-таки с достаточно четко видным, характерным для H. octoculata рисунком.

---

[1] Это предположение подтвердилось (уже после написания статьи) в результате просмотра мною сборов амурской ихтиологической экспедиции Московского государственного университета.

[2] Довольно частая встречаемость H. stagnalis в бассейне Амура также выяснилась в результате просмотра сборов амурской ихтиологической экспедиции.

4) Пиявки со светлой полосой посредине спины (в результате полной редукции в этом месте темного пигмента). Для Восточной Сибири эта форма впервые была указана В. Плотниковым (1907). Мною она была обнаружена в большом количестве в сборах А. А. Томилова из южных пунктов Восточной Сибири. Экземпляры H. octoculata со светлой полосой посредине спины попадаются и в других частях ареала этого вида. Так, например, они подробно описываются польскими специалистами по пиявкам М. Гедройцем (Gedroyc, 1914, 1916), С. Лискевичем (Liskiewicz, 1925, 1934) и Л. К. Павловским (Pawlowski, 1936). Однако утверждать, что все формы H. octoculata со светлой полосой посредине спины тождественны, нельзя, ибо польская форма отличается от восточносибирской (и дальневосточной) меньшей величиной и, повидимому, другим строением части мужского полового аппарата — атриума. Между прочим, особенности строения последнего (а также другие отличия) побудили Л. К. Павловского (1948) выделить описываемую форму в особый вид — Herpobdella monostriata. По моему мнению, установление упомянутого вида преждевременно, так как половой аппарат герпобделл изучен еще плохо и неизвестно, насколько он изменчив.

5) Совсем светлые (в результате сильной редукции темного пигмента) пиявки, принадлежность которых к H. octoculata можно установить (на основании наличия очень бледного рисунка) только при помощи лупы или бинокуляра.

6) Пиявки, у которых характерный для H. octoculata рисунок достаточно отчетливо виден только в передней половине тела.

7) Пиявки совершенно одноцветные, светлые, без каких-либо следов рисунка, если не считать нескольких темных пятнышек в передней части тела (да и их может не быть). Об одноцветных формах H. octoculata писал еще В. Плотников (1907), а также и другие авторы (см., например, Pawlowski, 1951). Л. Иоганссон в своей ревизии европейских герпобделл (Johansson, 1910) относил представителей H. octoculata, совсем лишенных характерного рисунка, к особой вариации — pallida, подчеркивая в то же время, что различные вариететы рассматриваемого вида хорошо скрещиваются друг с другом. Не входя в обсуждение этого вопроса, следует отметить, что встречающиеся в разных пунктах огромного ареала H. octoculata полностью депигментированные формы вряд ли идентичны и уж во всяком случае дальневосточные экземпляры не сходны, например, с кавказскими.

Из других особенностей H. octoculata из бассейна р. Хора следует отметить особенности в строении сомита и в величине тела. У многих герпобделл можно было заметить добавочные бороздки на кольцах, которые особенно хорошо были видны в задней части тела и шли подряд (а не только были присущи отдельным кольцам). Что касается величины тела, то многие экземпляры рассматриваемого вида были очень крупными, достигая 50 мм и даже более в длину при ширине около 10 мм. Чаще всего встречались пиявки, имеющие в длину 20—40 мм при ширине в 6—8 мм. Попадались герпобделлы и меньших размеров (но, повидимому, половозрелые). По наличию добавочных борозд и большой величине тела рассматриваемые пиявки походили на представителей того же вида из окрестностей Иркутска и Забайкалья (Лукин, 1955). У восточносибирских экземпляров H. octoculata тоже отмечалась большая изменчивость в окраске тела — от типично окрашенных до совершенно одноцветных (правда, последние имели несколько иной вид, чем одноцветные экземпляры из бассейна Амура).

У всех исследованных экземпляров расстояние между половыми отверстиями было немногим меньше трех колец, так как мужское половое отверстие находилось ниже борозды. Другими словами, в этом отношении амурские H. octoculata не отличались от типичных представителей названного вида.

Резюмируя наши данные о H. octoculata, следует отметить, что в исследованном районе, с одной стороны, встречаются пиявки, мало отличающиеся от типичных представителей этого вида, а с другой стороны, здесь же обитают пиявки большой величины, имеющие какую-то своеобразную внешность. Однако для выделения последних в особую систематическую единицу пока нет достаточных оснований, тем более, что изменчивость H. octoculata очень велика. Быть может, более детальные анатомо-гистологические исследования позволят разбить широко распространенный вид H. octoculata на ряд самостоятельных форм и выделить в первую очередь упомянутых только что дальневосточных герпобделл. Для разрешения этого вопроса большое значение могли бы иметь эколого-физиологические исследования пиявок рассматриваемого вида. Пока же приходится ограничиться грубым морфологическим анализом изменчивости внешних признаков H. octoculata и провизорным выделением некоторых форм. Впрочем, даже в том случае, если старый вид H. octoculata будет разбит на самостоятельные формы, близость последних друг другу не будет подлежать сомнению.

8. Herpobdella sp. Местонахождения: № 11, 17. В трех сборах были обнаружены темносерые одноцветные герпобделлы, у которых расстояние между половыми отверстиями составляло четыре кольца. Таким образом, этих пиявок следовало бы отнести к довольно широко распространенному виду Herpobdella testacea (Savigny). Однако их атриумы отличаются от атриумов H. testacea длинными спирально закрученными рогами. Поскольку, с одной стороны, изменчивость полового аппарата герпобделл изучена плохо, а с другой стороны, на Дальнем Востоке вполне возможно нахождение маньчжуро-китайских видов Herpobdella, атриумы которых еще не описаны, следует, по моему мнению, пока воздержаться от выделения рассматриваемых пиявок в новый вид. Против причисления пиявок, о которых идет речь, к H. testacea говорит также следующее зоогеографическое соображение. В результате исследования многочисленных сборов пиявок из различных мест Сибири я убедился в том, что H. testacea, довольно широко распространенная в Европейской части СССР, сравнительно редко встречается в Западной Сибири и до сих пор не обнаружена мною в Восточной Сибири. Предполагать в данном случае существование разорванного ареала нет достаточных оснований.

Выводы

Использованный в настоящей статье материал по пиявкам недостаточен для более или менее полной характеристики фауны Hirudinea бассейна Амура. Однако на основании просмотра указанного материала, а также некоторых литературных данных и предварительных результатов моих исследований коллекций пиявок Зоологического института АН СССР можно придти к следующим выводам.

1. Ядро фауны пиявок бассейна р. Амура составляют широко распространенные виды: 1) Piscicola geometra, 2) Hemiclepsis marginata, 3) Glossiphonia complanata, 4) Glossiphonia heteroclita, 5) Helobdella stagnalis, 6) Haemopis sanguisuga, 7) Herpobdella octoculata.

2. В бассейне Амура, как и в Восточной Сибири, повидимому, отсутствует несколько широко распространенных видов пиявок: а) Hirudo medicinalis. Об отсутствии настоящей медицинской пиявки на Дальнем Востоке писал еще А. Воскресенский (1859). Это же подтверждается устными данными И. М. Леванидовой, много лет работающей по изучению фауны Амура; б) Herpobdella testacea. Как было сказано выше, обнаруженные в сборах герпобделлы, внешне схожие с H. testacea, сильно отличаются от последней по строению своего мужского полового аппарата. В связи с этим данные Ока (A. Oka, 1929) и Ву (Chenfu F. Wu, 1930), согласно которым H. testacea распространена на Дальнем Востоке, нуж-

даются, по моему мнению, в пересмотре; в) Herpobdella lineata. Для Восточной Сибири и Дальнего Востока этот вид был указан еще В. Плотниковым (1907). Недавно я просмотрел материал, хранящийся в Зоологическом институте АН СССР, на основании которого В. Плотников пришел к данному утверждению, и убедился, что названный автор принял за восточносибирских и дальневосточных представителей H. lineata своеобразные формы H. octoculata, имеющие посредине спины светлую полосу (см. выше описание H. octoculata). Весьма вероятно, что ту же ошибку допустил и Ока (1929), который тоже утверждал, что H. lineata весьма распространена на Дальнем Востоке.

В бассейне Амура, как и в Восточной Сибири, нет Haementeria costata. Что касается Protoclepsis tessellata, то этот вид, паразитирующий на водоплавающих птицах, несомненно, будет найден в бассейне Амура, ибо он часто встречается в Восточной Сибири, а Ока (1932) указал его для Японии.

3. Фауна пиявок бассейна Амура сходна с фауной тех же червей Восточной Сибири не только по отрицательным признакам. В бассейне Амура, как и в Восточной Сибири (по крайней мере в южной части последней), в большом количестве встречаются крупные формы Herpobdella octoculata со светлой полосой посредине спины или почти совсем лишенные рисунка, характерного для типичной формы названного вида; очень распространена Hemiclepsis marginata и довольно часто попадается Glossiphonia heteroclita. Перечисленные формы пиявок в Западной Сибири или очень редки, или совсем не встречаются.

4. В бассейне Амура обитает ряд видов, чуждых для фауны пиявок СССР, но распространенных в Китае и в Японии. В материале, обработанном для настоящей статьи, этих видов не оказалось, но их присутствие в бассейне Амура подтверждается литературными данными и предварительными результатами моих исследований коллекций Зоологического института АН СССР. К этим видам относятся: 1) Trachelobdella sp. (вероятно, T. okae — Oka, 1927, 1935), паразитирующая на жабрах сазана и достигающая огромной величины, 2) Glossiphonia lata Oka (Oka, 1910; Moore, 1930, и др.), 3) Whitmania laevis (Baird) (Щеголев, 1916: Oka, 1931), 4) Hirudo sp. (возможно, H. nipponia Whitman) (Moore, 1930; Wu, 1930; Oka, 1938) и, вероятно, другие виды.

Таким образом, дальнейшие исследования фауны пиявок бассейна Амура крайне желательны. В этих исследованиях необходимо обратить внимание на сбор материала из самых разнообразных водоемов, в том числе из небольших, почти пересыхающих. Большое значение для полного выявления состава фауны Hirudinea рассматриваемого бассейна будут иметь тщательные осмотры различных водных животных (мягкотелых, рыб, земноводных, черепах, водоплавающих птиц и др.).

В заключение статьи следует подчеркнуть, что изучение пиявок бассейна Амура имеет практическое значение, так как среди этих червей имеются довольно опасные паразиты рыб и водоплавающих птиц, а также формы (прежде всего виды Herpobdella), которые могут служить кормом для рыб. Нахождение Hirudo nipponia может иметь немалое значение для медицинских целей (Arndt, 1940).

Литература

Воскресенский А., 1859. Монография врачебных пиявок, СПб.
Догель В. А. и Ахмеров А. Х., 1916. Паразитофауна рыб Амура и ее зоогеографическое значение, Тр. юбилейн. научн. сессии Ленинградск. гос. ун-та, секция биол. наук.
Иоганссон Л., 1935. Определитель пиявок. Приложение к т. I. Тр. отд. гидрол. Ленингр. обл. гидрометеорол. управления.
Круглова В. М., 1951. К изучению пиявок Томской области, Тр. Томск. гос. ун-та, 115.
Ливанов Н. А., 1940. Класс пиявок. Руководство по зоологии, II.

Лукин Е. И., 1929. Биологические заметки о пиявках бассейна р. Донца, Тр. Харьковск. об-ва испыт. природы, 52.— 1953. О составе фауны пиявок из оз. Севан, Тр. Севанск. гидробиол. станции, XIII.— 1954. О фауне пиявок Коми АССР, Изв Коми филиала Всесоюз. геогр. об-ва, № 2.— 1955. Материалы по фауне пиявок Сибири, Тр. Томск. гос. ун-та, 131.
Петрушевский Г. К. и Бауэр О. Н., 1948. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири, Изв. Всесоюз. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXVII.
Плотников В., 1907. Glossosiphonidae, Hirudinidae и Herpobdellidae Зоологического музея, Ежегодник Зоол. музея Академии наук, X.
Титова С. Д., 1946. Паразиты рыб бассейна реки Томи, Тр. Томск. гос. ун-та, 97.
Щеголев Г. Г., 1916. К фауне пиявок Амурской области, Русск. зоол. журн., 1, 8.— 1949. Пиявки, Жизнь пресных вод СССР, т. II.
Arndt W., 1940. Als Heilmittel gebrauchte Stoffe. Die Rohstoffe des Tierreichs, Bd. II, 15. Lfg.
Gedroyc M., 1914, 1916, 1919. Pijawki (Hirudinea) Polski, Rozpr. i. wiad. z Muzeum im. Dzieduszyckich, I, II, III.
Johansson L., 1910. Zur Kenntnis der Herpobdelliden Deutschlands, Zool. Anz., XXXV, XXXVI.
Liskiewicz S., 1925. Die Hirudineen des nordöstlichen Polens, Arch. f. Naturgesch., 91, Abt. A.— 1934. Pijawki polnocno-wschodniej Polski, Pr. tow. prz. nauk w Wilnie, Wydz. nauk mat. i przyrodn., VIII.
Moore P. J., 1930. The leeches (Hirudinea) of China, Bull. of Dep. of Biol. of Yenching Univ., 1, 2.
Oka A., 1910. Synopsis der japanischen Hirudineen mit Diagnosen der neuen Species, Annot. Zool. Japonenses, VII.— 1927. Sur la morphologie externe de Trachelobdella okae, Proc. Imp. Acad. Tokyo, 3.— 1929. Revision des Herpobdelles d'extrême Orient, там же, 5.— 1931. Revision du genre Whitmania d'extrême Orient, там же, 7.— 1932. Sur la présence de la Protoclepsis tessellata au Japon et la distribution geographique de cette hirudinée en extrême Orient, там же, 8.— 1935. Aperçu de la faune hirudinéenne japonaise, там же, 11.— 1938. Hirudinea of Jehol., Report of the first sc. exp. to Manchoukuo.
Pawlowski L. K., 1936. Über die äussere Morphologie und systematische Stellung des Egels Blanschardia bykowskii (Gedroyc) nebst Bemerkungen über einige Arten der Gattung Herpobdella Blainv., Ann. Muzei zool. Polonici, XI, 19.— 1948. Contribution à la systematique des sangsues du genre Erpobdella Blainville, Acta Zool. et Oecol. Univ. Lodziensis, 1.— 1951. Pijawki (Hirudinea) stacji Pomp Rzecznych oraz stacji Filtrow w Warszawie, Fragmenta Faunistica Musei zoll. Polonici, VII, 10.
Wu Chenfu F., 1930. A revised list of the Chinese Leeches, Bull. of Dep. of Biol. of Yenching Univ., 1, 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

О НАХОЖДЕНИИ МЕТАЦЕРКАРИЙ ДИГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСАЛЬЩИКОВ В НЕКОТОРЫХ ПОЛИХЕТАХ БАРЕНЦОВА МОРЯ

И. С. АМОСОВА

Зоологический институт АН СССР

Жизненные циклы дигенетических сосальщиков, паразитирующих в половозрелом состоянии в морских рыбах, до настоящего времени мало изучены.

Работая в июне — августе 1951 г. на Мурманской биологической станции АН СССР, мы обнаружили в нескольких видах полихет два вида метацеркарий. Примеров использования полихет в качестве второго промежуточного хозяина известно немного.

Метацеркарии из Nereis pelagica Linnè оказались принадлежащими сосальщику из семейства Allocreadidae — Lepidapedon gadi Yamaguti в кишечнике рыб. Видовая принадлежность метацеркарии Onuphis conchilega Sars не установлена.

Ниже приводится описание найденных метацеркарий.

Цисты Lepidapedon gadi располагались в стенке тела червя, обычно скопляясь у основания параподий (рис. 1, *2*). Максимальное число цист находилось в передних сегментах тела. Число цист в одном черве варьирует от 35 до 1115. У сильно зараженных червей под каждой параподией в переднем отделе тела находилось по 15—20 цист. Отметим, что из 8 экз. Nereis pelagica, пойманных в сублиторали, ни один не был заражен, а из 18 Nereis с литорали метацеркарии присутствовали в 16 (88%). Нельзя считать, что сублиторальные Nereis не заражены вовсе, но несомненна разница в проценте заражения, что может быть связано с биологией первого промежуточного хозяина. Заметной разницы в степени заражения мелких и крупных червей нет.

Диаметр цист — 0,10—0,18 мм. Вокруг многих цист выделяется хитиноидная оболочка в 0,005—0,020 мм толщиной, иногда с местными утолщениями до 0,050 мм. Сквозь стенку цисты видно сильно изогнутое тело метацеркарии, ротовая и брюшная присоски и крупный, темный, мешко-

Размеры тела метацеркарий Lepidapedon gadi (в мм)

Показатели	По живым экземплярам			По препаратам		
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.
Длина тела	0,180	0,460	0,357	0,180	0,251	0,214
Ширина тела в области брюшной присоски	0,060	0,200	0,130	0,046	0,084	0,059
Диаметр ротовой присоски	0,042	0,066	0,064	0,042	0,042	0,039
Диаметр брюшной присоски	0,036	0,052	0,050	0,024	0,029	0,030
Расстояние от переднего конца тела до центра брюшной присоски	0,125	0,310	0,230	0,109	0,151	0,135

видный мочевой пузырь. Можно было видеть, как метацеркарии вращаются внутри цисты. При раздавливании цист из них выходили очень подвижные метацеркарии. Впереди брюшной присоски тело было особенно подвижно и растяжимо в продольном направлении (см. таблицу).

Пищеварительная система метацеркарии (рис. 1, *3*), с длинной предглоткой, цилиндрической глоткой, сравнительно коротким пищеводом, да-

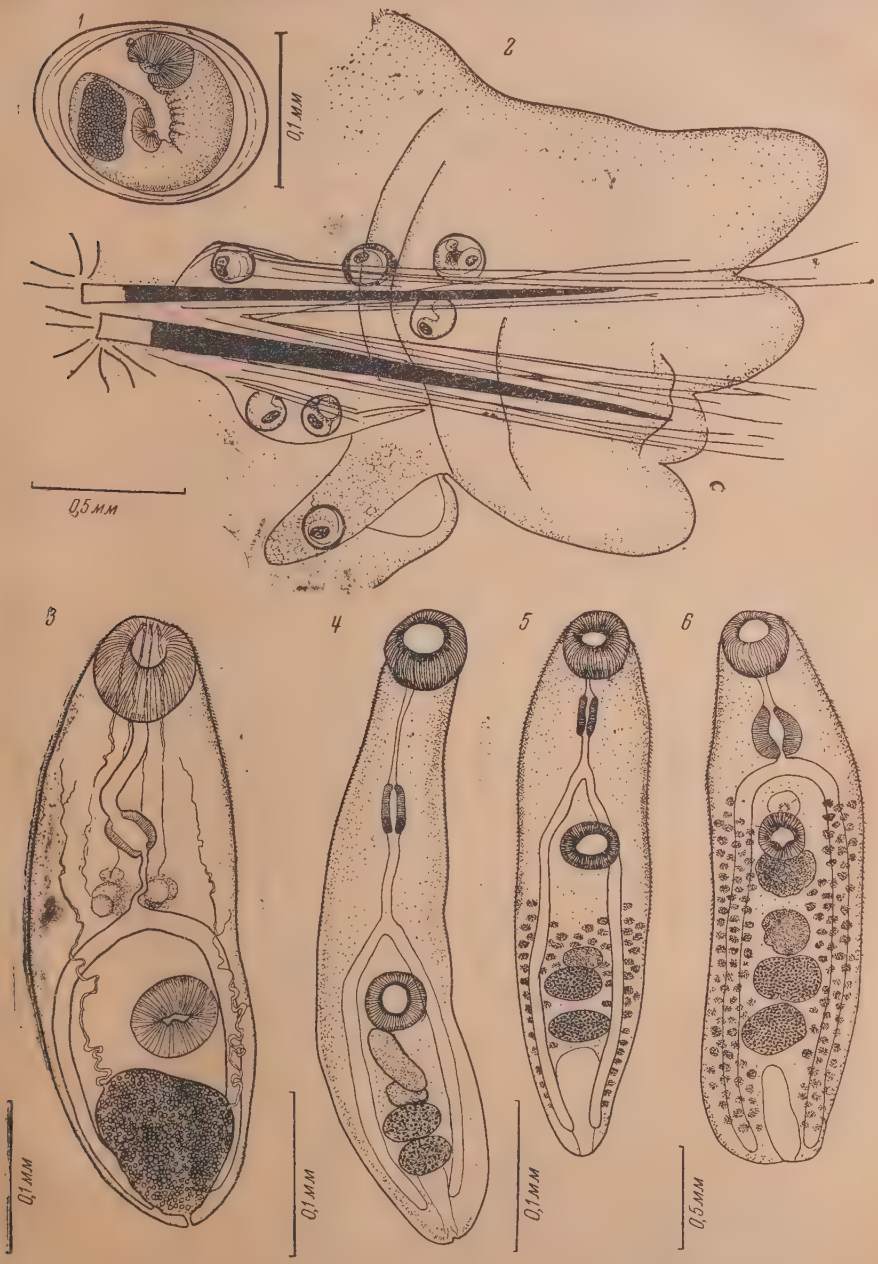


Рис. 1. *1—5* — Lepidapedon gadi, *6* — Lepidapedon rachion

1 — циста, *2* — цисты метацеркарий в основании параподии Nereis pelagica, *3* — метацеркария (по сильно придавленному живому экземпляру), *4* — молодой сосальщик из кишечника малька тресковых на 21-й день после заражения, *5* — половозрелый сосальщик

леко заходящими к заднему концу тела ветвями кишечника, является характерной для Lepidapedon gadi. Мочевой пузырь располагается в задней части тела. На живых экземплярах он достигает 0,070 мм длины. Иногда хорошо различимы выделительные канальцы, которые подходят к передним углам мочевого пузыря. Над ветвями кишечника располагаются гроздевидные крупные железы (рис. 1, *3*), от которых отходит по два протока с каждой стороны тела. Они открываются на спинной стороне тела около ротовой присоски и в этой части особенно хорошо заметны у живых метацеркарий. На тотальных препаратах ни протоки, ни железы не видны. Тело метацеркарии равномерно покрыто шипиками, уменьшающимися от переднего конца тела к заднему. Морфологические признаки не позволили определить видовую принадлежность метацеркарии, и этот вопрос был решен экспериментальным заражением.

В выборе окончательных хозяев мы руководствовались ролью Nereis в пище животных, учитывая также состав паразитофауны этих животных и немногочисленные морфологические признаки метацеркарий.

Нами проводилось заражение мальков нескольких видов рыб, питающихся на литорали; удачными оказались заражения мальков трески и сайды (всего 16 мальков). При заражении мальков с помощью пипетки вводилось в желудок от 20 до 50 цист. На 2—3-й день после заражения мальки содержали вылупившихся из цист подвижных метацеркарий, а также и нераскрывшиеся цисты. Максимальный срок, в течение которого выжили зараженные мальки, равнялся 21 дню (два малька). Начиная с 10-го дня метацеркарии, или, вернее, молодые стадии сосальщика, обнаруживались в пилорическом отделе кишечника. Молодые сосальщики довольно долго сохраняли гранулы в мочевом пузыре, который на 6-й день после заражения был еще темным. На 10-й день он выглядел сильно спавшимся, прозрачным мешочком, позади которого между ветвями кишечника можно было различить два овальных лежащих один за другим семенника. Впереди них помещалось более компактное образование,— видимо, яичник. На рис. 1, *4* изображен сосальщик на 21-й день после заражения. Длина тела сосальщиков этого возраста — 0,239—0,397 мм; ширина в области брюшной присоски — 0,084—0,113 мм; диаметр присосок: ротовой — 0,046—0,052 мм, брюшной — 0,036—0,042 мм. По ряду морфологических признаков и по локализации в кишечнике хозяина (в пилорических придатках кишечника) этот сосальщик был отнесен нами к роду Lepidapedon семейства Allocreadidae. Ввиду того, что в Баренцовом море массовыми видами являются Lepidapedon gadi и L. rachion (Cobbold), мы считаем возможным установить и видовую принадлежность метацеркарии из Nereis pelagica.

Морфологические особенности, общие для сосальщиков из зараженного метацеркариями малька сайды и для Lepidapedon gadi, следующие (рис. 1, *4* и *5*): 1) отношение диаметра ротовой присоски к диаметру брюшной более 1; 2) наличие шипов, покрывающих тело трематоды; 3) длинная предглотка; цилиндрическая, узкая глотка; короткий пищевод; характер разделения и длина кишечника; 4) расположение и форма семенников.

От Lepidapedon rachion наш сосальщик отличается узкой, вытянутой глоткой (при бочонковидной глотке L. rachion) и наличием пищевода, тогда как пищевод у L. rachion слабо выражен и глотка расположена перед самым разветвлением кишечника (рис. 1, *6*). Кроме того, мы приводим здесь косвенные данные, которые еще раз подтверждают видовую принадлежность нашей метацеркарии.

Для беломорской трески известно, что в определенные периоды ее жизни Nereis становится преобладающим компонентом питания, и если мальки первой размерной стадии (10—15 см) преимущественно питаются планктоном, то в питании следующей размерной группы (15—25 см) главную роль «играет Nereis pelagica в гетеронереидной стадии». Третья

группа (25—50 см) все больше и больше переходит к питанию рыбой (Европейцева, 1937). Подобные данные известны и для баренцовоморской трески, которая, вначале питаясь планктоном (Камшилов и Миронова, 1950), затем переходит к питанию бентосом. По материалам Ю. И. Полянского, динамика заражения Lepidapedon gadi трески соответствует изменению характера ее питания. L. gadi начинает встречаться только у сеголеток трески (0+) в 1-х числах февраля (пробел — ноябрь, декабрь и январь). Позднее треска почти полностью утрачивает L. gadi,— очевидно, ввиду отсутствия дополнительного заражения. Следует тут же отметить, что очень похожие по внешнему виду и размерам цисты метацеркарий содержались в стенках тела литоральных полихет Harmothoe imbricata (Sars) и Lepidonotus squamata (L.): в трех из 11 — Lepidonotus (число цист две, восемь и 13) и в двух вскрытых Harmothoe (1 и 20 цист). В литературе имеются указания на нахождение метацеркарий

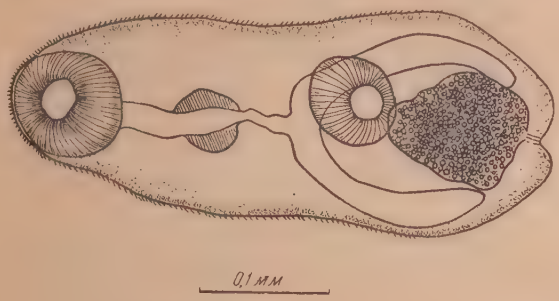


Рис. 2. Метацеркария из цист, обнаруженных в стенке тела Onuphis conchilega

Zoogonus rubellus (Olsson) в Nereis virens (Stuncard, 1938), которые не могут считаться идентичными с нашей из-за другого соотношения диаметров присосок, расположения гонад (уже выраженных у церкарий Zoogonus), строения желез проникновения и ряда других признаков. Кабл и Хуннинен (Cable a. Hunninen, 1942) указывают на присутствие цист метацеркарий у Nereis virens, принадлежащих Deropristis inflata (Molin), которые, так же как и цисты Lepidapedon gadi, располагаются в осевой части параподий. Однако наша метацеркария отличается от Deropristis inflata формой и размерами цист и отсутствием заметно увеличенных шипов на переднем конце тела. Молодые сосальщики, полученные нами в тресковых, не имеют расширения переднего конца тела, уже выраженного у молодых Deropristis, и отличаются от них по расположению семенников. Кроме того, следует учесть, что до сих пор для Баренцова моря Deropristis inflata не отмечался (Базикалова, 1932; Исайчиков, 1928; Ляйман и Боровкова, 1926). Дауэс (Dawes, 1946) приводит также данные об инцистировании в полихете Harmothoe imbricata личинки Derogenes varicus (Müller), от которой наша метацеркария отличается по такому стойкому признаку, как соотношение диаметров присосок.

Из 194 вскрытых Onuphis conchilega 51 экз. оказался зараженным метацеркариями, размеры цист которых колебались от 0,10 до 0,26 мм. Размеры цист изменялись в указанных выше пределах очень постепенно, так что нельзя было создать двух размерных групп. Число метацеркарий обычно бывало невелико — 1—4 экз., но несколько раз встречалось более десятка — до 35 — цист. Метацеркарии располагались обычно в переднем отделе тела Onuphis, часто локализуясь в стенке тела и около челюстного аппарата, а иногда на стенке кишечника, что, повидимому, указывает на заражение через пищу. Цисты имели тонкую, прозрачную оболочку, сквозь которую было хорошо видно изогнутое тело червя, две

крупные присоски и темный мочевой пузырь. Тело метацеркарий покрыто зубчиками. Следует заметить, что у 3 экз. с размерами тела 0,23 × 0,11 мм, 0,27 × 0,1 мм и 0,35 × 0,1 мм зубчики отсутствовали. По прочим признакам эти метацеркарии не отличались от остальных. Метацеркарии из Onuphis (рис. 2) походили на метацеркарий из Nereis pelagica, но они не могут считаться идентичными из-за различий в строении пищеварительной системы (массивная, иногда расширенная глотка и относительно короткая предглотка у метацеркарий из Onuphis).

Экспериментальное заражение мальков рыб этими метацеркариями не удалось, так что их видовая принадлежность осталась неизвестной. Небезинтересно отметить больший процент заражения Onuphis в кутовой, чем в морской части губы, из которой мы получали материал для вскрытия.

Литература

Базикалова А. Я., 1932. Материалы по паразитологии рыб, Сб. н.-пром. работ на Мурмане, Снабтехиздат.

Европейцева Н. В., 1937. Расовый анализ беломорской трески, изд. Ленингр. гос. ун-та.

Зацепин В. И. и Петрова Н. С., 1939. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцова моря, Тр. ПИНРО, 5.

Исайчиков И. М., 1928. К познанию паразитических червей некоторых групп позвоночных русской Арктики, Тр. Морск. науч. ин-та, 3 (1).

Камшилов М. М. и Миронова Н. В., 1950. Питание мальков тресковых рыб пресноводными ракообразными. ДАН СССР, новая серия, т. LXXIII, № 5.

Ляйман Э. М. и Боровкова М. М., 1926. Паразитические черви мурманских рыб по материалам 15-й С. Г. Э. в 1924 г., Работы паразитол. лабор. 1-го МГУ.

Dawes B., 1946. The Trematoda, With special reference to British and other European forms, Cambr. Univ. Press.

Cable R. H. a. Hunninen A. W., 1942. Studies on Deropristis inflata, Biol. Bull. Woods Hole, 82.

Lebour M., 1908 (1907). Fish trematodes of the Northumberland Coast, Rep. Northumberland Sea Fish. Comm.

Stuncard H. W., 1938. Distomum lasium Leidy, 1891 (Syn. Cercariaeum lintoni Miller a. Northup., 1926), the larval stage of Zoogonus rubellus (Olsson, 1868) (Syn. L. muris Looss, 1901), Biol. Bull. Woods Hole, 75.

Yamaguti S., 1934. Studies on the helminth fauna of Japan, Part 2. Trematodes of fishes. I. Japanèse J. Zool., 5 (3).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ANCYROCEPHALUS (S. L.) VANBENEDENII (PAR. ET PER.) (MONOGENOIDEA) И ЕГО ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

А. В. ГУСЕВ

Зоологический институт АН СССР

При просмотре Б. Е. Быховским жабр Mugil cephalus (L.) с Дальнего Востока из р. Тумень-Ула (сборы 1911 г.) на них были обнаружены моногенетические сосальщики, относящиеся к сборному роду Ancyrocephalus s. l. Детальное изучение этих форм и сопоставление их с типичными A. vanbenedenii (Parona et Perugia) с Mugil auratus Risso и M. ramada Risso из Черного моря, собранных Б. Е. Быховским, показали, что на всех трех хозяевах имеется один и тот же вид. Некоторые расхождения в размерах (и частично в форме) морфологических элементов перекрываются крайними вариациями таковых у паразитов с каждой из трех упомянутых рыб, что наглядно иллюстрируется таблицей.

В работе 1871 г. ван Бенеден (van Beneden) в качестве паразита с Mugil chelo Cuv. (= M. labrosus R.) приводит червя под названием Gyrodactyle. Никакого описания его ван Бенеден не дал, приведенный же им рисунок хотя и неточен, но все же дает возможность усмотреть у этого Gyrodactyle две пары срединных крючьев. Так как у кефалей в Европе встречается только один вид Monogenoidea с двумя парами срединных крючьев, то Парона и Перуджия (Parona et Perugia, 1890) вполне резонно идентифицируют описанного ими Tetraonchus Van Benedenii с Gyrodactyle van Beneden.

Ввиду того, что упомянутые авторы дают очень краткое и неточное описание этого вида и в последующей литературе более полного описания также нет, необходимо восполнить этот пробел.

Ancyrocephalus (s. l.) vanbenedenii (Parona et Perugia, 1890) Johnston et Tiegs, 1922 (см. рисунок)

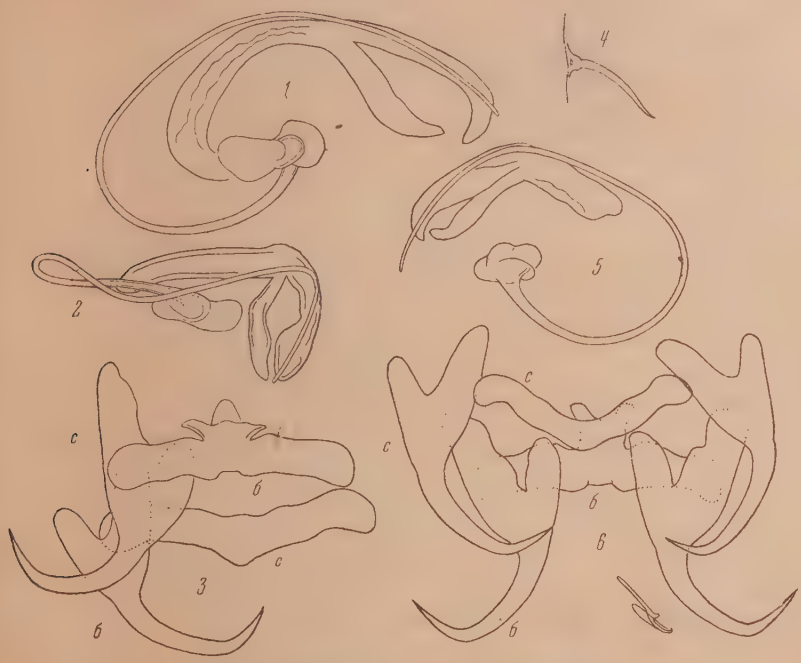
Syn.: Gyrodactyle van Beneden, 1870; Tetraonchus Van Benedenii Parona et Perugia, 1890, 1892; Dactylogyrus vanbenedenii Parona et Perugia, 1895; Tetraonchus benedeni и T. vanbenedenii St. Remy, 1898.

Довольно крупные черви, длиной в 0,4—0,66, шириной в 0,08—0,16 мм. Глотка округлая или немного удлиненная, длиной в 0,029—0,043, шириной в 0,029—0,032 мм. Прикрепительный диск короткий, широкий, по уже наибольшей ширины тела, длина его — 0,04—0,064, ширина — 0,08—0,136 мм. Прикрепительный аппарат состоит из семи пар краевых крючьев, двух пар срединных и двух пластинок. Краевые крючья мелкие, с тонкой, без расширений, прямой рукояткой и пальцевидной «пяткой»; общая длина их 0,011—0,013 мм, длина рукоятки 0,007—0,009 мм. Срединные крючья расположены попарно: крючья одной пары — спинные — обращены остриями на спинную сторону, крючья другой — брюшные — обра

Вариации размеров хитиноидных образований Ancyrocephalus (s. l.) vanbenedenii

Хитиноидные образования Ancyrocephalus (s. l.) vanbenedenii	C Mugil auratus			C Mugil ramada			C Mugil cephalus			Общие данные		
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.
Брюшная пара срединных крючьев:												
Длина общая	0,027	0,035	0,030	0,035	0,039	0,037	0,037	0,041	0,039	0,027	0,041	0,0355
„ основной части	0,023	0,027	0,024	0,026	0,027	0,0267	0,023	0,028	0,0257	0,023	0,029	0,0254
„ наружного отростка	0,007	0,009	0,0078	0,009	0,015	0,0113	0,006	0,010	0,0082	0,006	0,015	0,0091
„ внутреннего „	0,010	0,012	0,0102	0,015	0,019	0,0167	0,017	0,019	0,018	0,010	0,019	0,0147
„ острия	0,008	0,015	0,0098	0,010	0,012	0,0107	0,010	0,011	0,0102	0,008	0,015	0,0102
Спинная пара срединных крючьев:												
Длина общая	0,029	0,034	0,031	0,036	0,039	0,037	0,037	0,041	0,039	0,029	0,041	0,035
„ основной части	0,021	0,031	0,022	0,025	0,029	0,028	0,027	0,031	0,029	0,021	0,030	0,0263
„ наружного отростка	0,004	0,006	0,0046	0,008	0,010	0,0085	0,006	0,010	0,0078	0,004	0,010	0,007
„ внутреннего „	0,007	0,010	0,0088	0,010	0,016	0,0131	0,015	0,019	0,0156	0,007	0,016	0,0125
„ острия	0,008	0,011	0,0095	0,008	0,009	0,0083	0,010	0,011	0,0102	0,008	0,011	0,009
Брюшная соединительная пластинка:												
Длина	0,010	0,012	0,011	0,012	0,016	0,014	0,012	0,014	0,013	0,010	0,016	0,0127
Ширина	0,038	0,039	0,0385	0,039	0,045	0,042	0,039	0,045	0,042	0,038	0,045	0,0408
Спинная соединительная пластинка:												
Длина	0,006	0,008	0,007	0,006	0,006	0,096	0,004	0,009	0,007	0,004	0,009	0,0061
Ширина	0,034	0,043	0,0385	0,035	0,041	0,038	0,039	0,049	0,043	0,034	0,049	0,0398
Длина трубки копулятивного органа	0,009—0,011			0,100—0,115			0,105—0,137			0,090—0,137		
лина поддерживающего аппарата	0,030			0,04			0,055—0,070			0,030—0,070		

щены остриями на брюшную сторону. Форма крючьев обеих пар сходна; они с хорошо развитыми отростками, но у спинных последние с ровными краями, а у брюшных внутренняя поверхность внутреннего отростка (а иногда и наружного) волнистая, в большинстве случаев с двумя вздутиями; острие спинных крючьев обычно короче острия брюшных, а основная часть спинных крючьев несколько больше таковой брюшных; соотношение общей длины обеих пар варьирует: чаще брюшные немного длиннее спинных, но бывают и равной величины и даже наоборот — спинные крупнее брюшных; то же можно сказать и об основной части, только со-



Ancyrocephalus (s.l.) vanbenedenii

1—3 — варианты копулятивного органа, срединные крючья и соединительные пластинки (*б* — брюшные, *с* — спинные) экземпляров с Mugil cephalus из Тумень-Ула; *4—6* — вагинальная трубка, копулятивный орган, срединные крючья, краевой крючок и соединительные пластинки экземпляра с Mugil ramada из Черного моря

отношение обратное — чаще она у спинных больше, чем у брюшных; крайние же величины общей длины крючьев обеих пар почти одинаковы. Диапазон размеров отдельных элементов хитиноидного вооружения, а также средние величины измерений срединных крючьев см. в таблице.

Спинная соединительная пластинка в виде простого хитиноидного куска, иногда несколько утолщенного посредине и на концах, почти прямого или немного V-образно выгнутого. Брюшная соединительная пластинка ⊥-образная, почти прямая, с крупноволнистыми краями; передний отросток ее или в виде двурогого куска (главным образом у черноморских форм), или в виде трилистника (чаще у дальневосточных форм).

Копулятивный орган состоит из трубки и поддерживающего аппарата. Трубка тонкая, несколько расширенная в начале и постепенно суживающаяся к концу, сильно изогнута в виде плоскостной деформированной спирали, делающей 1—1,5 оборота, начальная часть пузыревидно вздутая, с двумя лопастевидными хитиноидными, более или менее замет-

ными гребнями; диаметр ее в начале около 0,003 и в конце — 0,0005 мм. Поддерживающий аппарат в виде плоской ленты, раздвоенной в своей дистальной трети; связи его с начальной частью трубки в большинстве случаев заметить не удается.

Женская половая система имеет небольшую вагинальную хитиноидную трубку[1], узкую в начале, постепенно расширяющуюся к наружному отверстию; длина ее — 0,02—0,028, диаметр на конце около 0,0015 мм.

Хозяева: 1) Mugil labrosus Risso, 2) M. auratus Risso, 3) M. ramada Risso и 4) M. cephalus L.

Локализация: жаберные лепестки.

Место нахождения: Северное море — на первом хозяине, Средиземное море — на втором, Черное море — на втором и третьем и р. Тумень-Ула — на четвертом.

Факт нахождения одного и того же вида Ancyrocephalus (s. l.) в районах, находящихся в разных полушариях, различающихся и по условиям среды и по истории развития и разделенных с одной стороны морями арктического пояса, с другой — морями тропического пояса, представляет значительный интерес. Морфология этого паразита в Северном, Средиземном и в Японском морях почти идентична, а хозяева относятся к близким видам одного рода. Это позволяет отнести A. vanbenedenii к числу паразитов, специфичных для морских представителей рода Mugil.

Нахождение его в бассейне Японского моря свидетельствует о том, что в фауне паразитов рыб последнего, наряду с переселенцами из Баренцова моря через Берингов пролив (Быховский и Полянский, 1953) и автохтонными формами, как Dactylogyrus ivanowi Bych. и др., имеются представители средиземноморской фауны, попавшие сюда, видимо, через Индийский океан.

Паразитирование A. vanbenedenii на четырех близких видах рыб является, как уже отмечалось Б. Е. Быховским (1949), результатом более замедленного темпа эволюции многих паразитов по сравнению с их хозяевами. Однако обнаружение на жабрах пресноводной персидской Mugil abu zarudnyi другого, весьма близкого вида — A. (s. l.) fluviatilis (Быховский, 1949) говорит о том, что переход предков Mugil abu zarudnyi в пресные воды сказался на паразитах сильнее, чем переселение Mugil cephalus в другое полушарие. Таким образом, в случае с A. fluviatilis мы имеем хороший пример совпадения темпа эволюции паразита с темпом эволюции хозяина, и причину этого можно усмотреть в более резком изменении условий внешней среды при переходе из моря к постоянному обитанию в пресной воде.

Литература

Быховский Б. Е., 1949. Моногенетические сосальщики некоторых рыб Ирана, собранные акад. Е. Н. Павловским, Тр. ЗИН АН СССР, 8.

Быховский Б. Е. и Полянский Ю. И., 1953. Материалы к познанию морских моногенетических сосальщиков семейств Gyrodactylidae Cobb, Тр. ЗИН АН СССР, 13 (посвящ. 70-летию проф. В. А. Догеля).

Beneden P. J., van, 1871. Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux, Mem. Acad. R. Belg., 38.

Parona C. et Perugia A. 1890. Trematodi parassiti delle branchie dei pesci italiani, Atti. Soc. Ligust. Sci. Nat. Geogr., I.

[1] На плотных препаратах с M. cephalus ее рассмотреть не удалось.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ГАМАЗОИДНЫЕ КЛЕЩИ — ПАРАЗИТЫ БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ (RHOMBOMYS OPIMUS LICHT.)

А. А. ЗЕМСКАЯ

Отдел паразитологии и медицинской зоологии ИЭМ
АМН СССР им. Н. Ф. Гамалея

Большая песчанка — наиболее распространенный вид среди грызунов пустынной зоны. Эпидемиологическое значение большой песчанки было выяснено на материале многочисленных экспедиций, которые проводились под общим руководством акад. Е. Н. Павловского. Исследования Н. Н. Латышева, Н. А. Петрищевой, Я. П. Власова, А. Н. Крюковой и др. показали, что большая песчанка является основным природным резервуаром остропекротизирующего лейшманиоза; доказана спонтанная зараженность большой песчанки спирохетозом и чумой. Существенную роль в переносе и хранении возбудителей этих болезней в природных очагах играют, как известно, членистоногие. Изучением членистоногих эктопаразитов и обитателей нор большой песчанки занимались очень многие исследователи: Е. Н. Павловский (1932, 1932а, 1935, 1945, 1948), Н. А. Петрищева (1935, 1936, 1940), Я. П. Власов (1937, 1941), Н. Н. Латышев (1935, 1941), Н. Г. Иофф (1927), Д. Н. Засухин (1934) и др. В их работах приводятся большие списки разнообразных экто- и эндопаразитов и обитателей нор. Однако в них отсутствуют данные о нахождении видов, относящихся к группе гамазоидных клещей.

Значение гамазоидных клещей как переносчиков и хранителей различных инфекций с каждым годом, по мере их изучения, возрастает. Эпидемиологическое значение гамазоидных клещей, паразитирующих на большой песчанке, еще не выяснено. До настоящего времени остается неясным даже видовой состав гамазид, связанных с этим животным. В литературе существуют лишь указания о нахождении на этом грызуне отдельных видов, относящихся к роду Haemolaelaps (семейство Laelaptidae), и одного ближе не определенного вида Liponyssus (= Hirstionyssus) семейства Dermanyssidae (Дубинин и Брегетова, 1952).

Целью настоящей работы было выяснение видового состава гамазоидных клещей — паразитов большой песчанки.

Материал собирался нами в различных районах Туркмении (Центральные Кара-Кумы, Заунгузские Кара-Кумы, окрестности Ашхабада, Казанджика, Репетека, районы железнодорожной линии Чарджоу — Куштрад и Мары — Кушка) в течение двух сезонов — с июля по сентябрь 1951 г. и с апреля по август 1952 г. Кроме того, использованы сборы из Туркмении (Серахский и Киркинский районы, районы Кушки, Тахта-Базара), Узбекистана и Казахстана (Кара-Калпакия, Западные Кызыл-Кумы), любезно предоставленные нам Н. М. Гроховской, З. М. Жмаевой, М. В. Шехановым, Ф. С. Букаевой, Н. Ф. Дарской и К. Т. Олейник.

Сбор клещей проводился путем очесывания песчанок, отлавливаемых тавилками и капканами, и добывания субстрата по ходу норы с глубины до 1 м 20 см. Отловленных зверьков сразу же помещали в плотный полотняный мешок.

Собранный материал фиксировали в 70%-ном растворе спирта. Определение вели на тотальных препаратах, изготовленных в гуммиарабиковой смеси обычного состава.

На большой песчанке и в ходах ее нор было обнаружено восемь видов, относящихся к трем семействам: Dermanyssidae, Laelaptidae и Para-

sitidae. В таблице приводится список видов, в котором отмечена встречаемость на хозяине и в ходах нор.

Как видно из таблицы, среди всех видов гамазид только клещи L. meridianus обитают главным образом на теле животного. В ходах нор этот вид был встречен всего два раза в количестве 4 экз. Все остальные виды встречаются как в норах, так и на теле песчанки, причем их численность в норах много выше, чем на хозяине.

№ п/п	Виды клещей	На большой песчанке	В ходах нор
1	Liponyssus meridianus	+	—
2	Haemolaelaps angustiscutis	+	+
3	H. longipes	+	+
4	H. glasgowi	+	+
5	Haemolaelaps sp.*	+	+
6	Eulaelaps stabularis	+	+
7	Androlaelaps sp.**	—	+
8	Poecilochirus necrophori	—	+

* Один из видов Haemolaelaps, очевидно, новый, так как он не поддается определению по имеющимся описаниям и определительным таблицам.

** Систематика рода Androlaelaps (семейство Laelaptidae) слабо разработана.

Сборы 1952 г. показали, что встречаемость гамазид в ходах нор явно меняется по сезонам. Больше всего гамазид весной и в начале лета — в среднем 15—20 клещей в одном ходе норы. С конца июня их численность на исследуемой глубине начинает падать, и в августе удавалось находить только единичные экземпляры, да и то главным образом в затененных норах, обычно расположенных у основания старого саксаула. Встречаются гамазиды далеко не во всех ходах. Обычно их можно найти лишь в норах с увлажненным субстратом. Именно поэтому больше всего клещей нами было обнаружено в районе оз. Ясхан и оз. Топиатан, а также на более влажных участках по Узбою. Здесь в отдельных ходах число клещей достигало 120 экз. В безводных районах они встречаются значительно реже; число их при этом редко превышает 10—12 экз. на один ход. Только раз в одной норе удалось собрать 37 экз.

Очесывание отловленных песчанок показало, что наиболее сильно большая песчанка заражена гамазидами в весеннее время. Так, песчанки, отловленные в мае под Ашхабадом, почти все были сильно заражены клещами; на некоторых зверьках число их достигало 40 экз., а в среднем 10—12 экз. Зараженность песчанок, отловленных в районе оз. Ясхан (до середины июня), была примерно та же. Песчанки, отловленные в районе Заунгузских Кара-Кумов в июле и августе, были заражены в гораздо меньшем числе; из 39 пойманных песчанок только на 15 были найдены клещи, причем максимум клещей на одном зверьке не превышал 12 экз., а в среднем их удавалось собрать всего 2—4 экз. Видовой состав гамазид оказался различным в разных районах. В районе Ашхабада и оз. Ясхан преобладающим видом на песчанке был L. meridianus, а в Заунгузских Кара-Кумах — клещи рода Haemolaelaps, особенно H. angustiscutis.

В 1951 г. численность гамазид в среднем была много ниже, чем в в 1952 г. Клещи встречались в очень немногих ходах, причем число их в мае-июне не превышало 7—10 экз., а в августе их практически почти нельзя было найти. При раскопке четырех колоний только в одной из них в гнездовой камере, расположенной на глубине 1,8 м и на расстоянии

3 м от ближайшего входа, было собрано 72 клеща. Зараженность большой песчанки не превышала 12 экз. на одного зверька; а в среднем составляла 3—4 экз. При этом встречались главным образом клещи рода Haemolaelaps.

Повышение численности гамазид в 1952 г. может быть объяснено тем, что в Туркмении весна этого года была необыкновенно влажной, прохладной и затянувшейся.

Фауна гамазоидных клещей, связанная с большой песчанкой и ее норами, экологически неоднородна. Весь комплекс видов распадается на три основные группы: I — группа широко распространенных видов, встречающихся на многих грызунах и в их норах; II — группа видов, более узко связанных с песчанками в целом, и III — группа паразитов, специфичных для большой песчанки. К I группе относятся H. glasgowi, E. stabularis, Androlaelaps sp. и P. necrophori. Ко II группе относятся H. angustiscutis и H. longipes и, возможно, Haemolaelaps sp. n. К III группе относятся L. meridianus.

I. ГРУППА НЕСПЕЦИФИЧНЫХ, ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫХ ВИДОВ

Семейство Laelaptidae

Haemolaelaps glasgowi Ewing, 1925. Собран из Западных Кызыл-Кумов, Кара-Калпакии (6♀, 1♂), из окрестностей Ашхабада (8♀, 1♂, 3 нимфы), Центральных Кара-Кумов — район оз. Ясхан (16♀, 5 нимф, 3♂), район Кирков (левый берег Аму-Дарьи) (5♀, 3 нимфы), район Кушки (7♀, 1♂). Встречается как на хозяине, так и в его гнездах. Среди Laelaptidae является типичным норовым паразитом. Круг хозяев очень широк — H glasgowi связан с различными грызунами, насекомоядными, с летучими мышами, мелкими хищниками и отчасти с птицами. В Ашхабаде на скотном дворе H. glasgowi был однажды пойман на человеке. Ареал распространения очень широк, в СССР встречается повсеместно.

Eulaelaps stabularis C. L. Koch, 1836. Собран в больших количествах (95♀, 2♂) в Западных Кызыл-Кумах, особенно много в сентябре-октябре (сборы Н. Ф. Дарской и К. Т. Олейник), а также в Центральных и Заунгузских Кара-Кумах, в окрестностях Казанджика, в некоторых пунктах по железнодорожной линии Чарджоу — Кунград (56♀, 3 нимфы). Встречается главным образом в ходах нор. Это также широко распространенный вид, его находят в разнообразных стациях и часто на освоенной человеком территории. Связан с очень широким кругом хозяев — с грызунами, насекомоядными, сумчатыми, птицами, мелкими млекопитающими. По данным акад. Е. Н. Павловского, способен нападать на человека, вызывая зуд и раздражение кожи. В СССР распространен повсеместно от западных до восточных и южных границ, заходит далеко на север.

Androlaelaps sp. Систематика этого рода очень слабо разработана, вследствие чего не удалось установить видовую принадлежность найденных 6 экз. (5♀, 1♂). Клещи собраны в районе Западных Кызыл-Кумов. По литературным данным, круг хозяев клещей этого рода очень широк. Клещи встречаются на грызунах и в их гнездах, на кроте, в птичьих гнездах, а кроме того,— в гниющих листьях, во мху, в муравейниках и т. п. Биология не изучена. У нас виды Androlaelaps известны пока из немногих южных районов.

Семейство Parasitidae

Poecilochirus necrophori Vitzthum, 1930. Обнаружено всего несколько экземпляров (2♀, 10 нимф) в Западных Кызыл-Кумах, в окрестностях Тахта-Базара и Ургенча. Систематическое положение рода Poecilochirus неясно, некоторые авторы, например Нейман (Neumann),

включают его в семейство Parasitidae, другие, например Фитцум (Vitzthum), считают, что этот род следует повысить до ранга семейства. Долгое время P. necrophori был известен только в фазе дейтонимфы; в последнее время описаны самка и самец. Биология и анатомия изучены студентом Ленинградского государственного университета И. Белозеровым (1953). В СССР распространен очень широко.

II. ГРУППА ВИДОВ, СВЯЗАННЫХ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО С ПЕСЧАНКАМИ

Семейство Laelaptidae

Haemolaelaps longipes Breg., 1952. Найден во всех обследуемых пунктах. Общее количество экземпляров – 228. Норовый паразит; встречается как в норах, так и на теле самого хозяина. Биология не изучена. По данным Н. Г. Брегетовой (1952), известен для гребенщиковой песчанки и ее гнезд, малого суслика — в Астраханской области, для краснохвостой и большой песчанки — в Туркмении и Таджикистане и для малоазиатской песчанки — в Армении.

Haemolaelaps angustiscutis Breg., 1952. Более многочисленный, чем предыдущий вид; встречается также повсеместно во всех обследуемых районах Туркмении. Является доминирующим видом для Центральных и Заунгузских Кара-Кумов. Всего собрано 410 экз. Биология не изучена; очевидно, так же как и все виды этого рода, является норовым паразитом, так как встречается как на теле хозяина, так и в ходах его нор. Описан Н. Г. Брегетовой с большой песчанки и из ее гнезд из Туркмении и с краснохвостой песчанки и из ее гнезд из Таджикистана.

Haemolaelaps sp. n. найден в очень небольших количествах (всего 12 экз.) вместе с другими клещами этого рода в районе Центральных Кара-Кумов (оз. Ясхан и по Узбою).

III. СПЕЦИФИЧНЫЕ ПАРАЗИТЫ ПЕСЧАНОК

Семейство Dermanyssidae

Liponyssus meridianus A. Zem., 1951. Вид обнаружен на песчанках, отловленных (весной) в холмах под Ашхабадом, в районе оз. Ясхан, в прибрежной части, в пойме р. Теджен (Серахский район), на левом берегу Аму-Дарьи (Киркинский район), в некоторых точках Западных Кызыл-Кумов (сентябрь-октябрь). Материал (всего 369♀, 38♂, 22 нимфы) собран при очесе песчанок; в ходах нор единичные находки (всего 4♀).

В литературе (Дубинин и Брегетова, 1952) есть указания о нахождении на большой песчанке в окрестностях Ашхабада и Джебела ближе не определенного вида Liponyssus (Hirstionyssus). Есть основания считать, что в данном случае авторы имели дело именно с L. meridianus. Liponyssus meridianus описан А. А. Земской (1951) с полуденной песчанки (Meriones meridianus Pall.) из района Луговой Пролейки (Сталинградская область). Встречается на больших песчанках, преимущественно в более влажных стациях (поймы рек, берега озер, холмистые предгорья, хозяйственные территории и т. п.). Биология не изучена. Данные о распространении ограничиваются пока указанными пунктами.

Подводя итоги, следует отметить, что фауна гамазид большой песчанки представлена почти исключительно гнездово-норовыми видами. На большой песчанке, как, впрочем, и на всех Gerbelinae, а также ряде других ксерофильных грызунов, например сусликах, полностью отсутствуют типичные постоянные эктопаразиты из группы гамазоидных клещей, например, виды рода Laelaps и им подобные.

С большой песчанкой связаны преимущественно широко распространенные виды норовых гамазид-полифагов, использующих в качестве хо-

зяев и многих других животных. Некоторое исключение представляет только L. meridianus, более или менее приуроченный к большой песчанке. Такой характер фауны гамазид большой песчанки можно объяснить, очевидно, лишь ясно выраженной ксерофилией животного-хозяина. Гамазоидные клещи, являющиеся, как известно, резко выраженными гигрофилами, повидимому, неспособны постоянно жить на том хозяине, который активен в дневное время и постоянно подвергается действию палящего солнца. Единственным подходящим биотопом паразитических гамазид в таких условиях оказывается нора с ее более устойчивым микроклиматом и относительно высокой влажностью.

Эпидемиологическая и эпизоотологическая роль норовых гамазид большой песчанки потенциально может быть очень значительной. Являясь паразитами большой песчанки — носителя ряда инфекций, кровососущие гамазиды могут осуществлять очень широкий круг паразитарных связей как в силу их полифагии, так и потому, что норы песчанки служат прибежищем для ряда других животных. Это заставляет включить гамазоидных клещей большой песчанки в круг объектов эпидемиологического исследования.

Литература

Брегетова Н. Г., 1952. Новые клещи р. Haemolaelaps (Gamasoidea, Laelaptidae), паразитирующие на грызунах, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.

Власов Я. П., 1932. О нахождении в окрестностях Ашхабада москитов в норах большой песчанки и тонкопалого суслика, Паразитол. сб., т. III.— 1937. Нора как своеобразный биотоп в окрестностях Ашхабада. Сб. «Проблемы паразитол. и фауны Туркмении», вып. 9, Изд-во АН СССР.— 1937а. Паукообразные из нор окрестностей Ашхабада, там же.— 1941. Нора тонкопалого суслика и толстой песчанки как своеобразный биотоп для флеботомусов в Ашхабаде, в сб. «Проблеме кожного лейшманиоза», Ашхабад.

Власов Я. П. и Иофф И. Г., 1937. Блохи из нор в окрестностях Ашхабада, Сб. «Проблемы паразитол. и фауны Туркмении». Изд-во АН СССР, вып. 9.

Власов Я. П., Шестоперов Е. Л., 1937. Жуки из нор в окрестностях Ашхабада, там же.

Власов Я. П., Штакельберг А. А., 1937. К диптерофауне нор позвоночных в окрестностях Ашхабада, там же.

Дубинин В. Б. и Брегетова Н. Г., 1952. Паразитические кровососущие клещи позвоночных животных Туркмении, Тр. ЗИН АН СССР, т. X.

Засухин Д. Н., Тифлов В. Е. и Шульц Р. Э., 1934. Эндо- и эктопаразиты большой песчаник Rhombomys opimus Licht., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIII, вып. 4.

Земская А. А., 1951. Биология, развитие и систематика паразитических клещей семейства Dermanyssidae, М. (дисс.).

Иофф И. Г., 1927. Фауна блох Юго-Востока, Тр. Первого Всесоюз. противочумн. совещания.

Латышев Н. И., 1935. Обнаружение патогенных для человека спирохет у диких грызунов, Мед. паразитол., № 5.— 1941. Роль больших песчанок в хранении вируса кожного лейшманиоза в течение межэпидемического периода, ДАН СССР, т. XXX, № 1.

Павловский Е. Н., 1932. Роль млекопитающих Туркмении в эпидемиологии и паразитологии, «Мургабская паразитол. экспедиция 1930 г.», Изд-во АН СССР.— 1932а. О норовых Ornithodorus Туркмении и об отношении их к передаче клещевого рекуренса, Тр. Каракалинской и Кзыл-атрекской паразитол. экспедиции 1931 г. и материал по фауне Туркмении, Изд-во АН СССР.— 1935. Млекопитающие как вредители животноводства и здоровья человека, Сб. «Звери Таджикистана».— 1945. О природной очаговости клещевого рекуренса в Туркменской ССР, Мед. паразитол., т. XIV, вып. 3.— 1948. Руководство по паразитологии человека, т. II, Изд-во АН СССР.

Петрищева П. А., 1935. Фауна, биология и экология москитов Туркмении, Сб «Паразиты, переносчики и ядовитые животные».— 1936. Некоторые кровососущие пустыни Кара-Кумы, Сб. «Патоген. животные», т. 2.— 1940. Места выплода Phlebotomus, Природа, № 4.

Шеханов М. В., 1952. Биология большой песчанки в северном Приуралье, дисс., М

Ewing H. E., 1925. New parasitic mites of the genus Laelaps, Proc. Ent. Soc. Wash., 27 (1).

Koch C. L., 1835—1840. Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden, Hft. 1—40.

Neumann H. W., 1943. Die Lebensgeschichte der Käfermilben Poecilochirus necrophori Vitzthum, nebst Beschreibung aller Entwicklungsstufen, Zool. Anz., 142 (1—2).

Vitzthum H., 1930. Milben als Pestträger?, Zool. Jb. Syst., 60 (3—4).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ОПЫТ ЛАБОРАТОРНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ — ЭКТОПАРАЗИТОВ ГРЫЗУНОВ

Н. К. ПРЕОБРАЖЕНСКАЯ и А. А. ПРЕОБРАЖЕНСКИЙ

За последнее время изучению гамазовых клещей — эктопаразитов грызунов уделяется все большее внимание в связи с тем, что для ряда видов установлено их участие в распространении различных природно-очаговых заболеваний.

Имеющаяся литература по гамазовым клещам представлена в основном описательно-систематическими работами. При этом систематика различных семейств этой обширной группы разработана далеко не одинаково, а сведения по видовому составу более или менее полны лишь для отдельных районов нашей страны (А. А. Захваткин, Н. Г. Брегетова, А. Б. Ланге, Е. Н. Нельзина, В. В. Дубинин и другие авторы).

Работы, охватывающие вопросы биологии гамазовых клещей, крайне немногочисленны. Экспериментальное изучение цикла развития и разработка методики культивирования гамазовых клещей проводились главным образом с паразитами домовых грызунов. Наиболее детально изучена биология широко распространенного паразита крыс и домовых мышей — клеща Bdellonyssum bacoti Hirst. (Е. Н. Нельзина).

Особенности биологии гамазовых клещей, паразитирующих на полевых видах грызунов или обитающих в их норах, изучены недостаточно. Трудность этого изучения обусловливается тем, что, наряду с облигатными гематофагами (семейство Dermanyssidae), группа гамазовых клещей включает факультативных кровососов, способных поедать различных мелких членистоногих, а также большое число хищных видов, обитающих в гнездах грызунов и случайно обнаруживаемых в их шерсти при обработке пойманных животных.

Для ряда видов клещей, относимых в настоящий момент к категории факультативных кровососов, еще не установлена точно способность к кровососанию на грызунах, и заключение об их принадлежности к этой группе обычно делается на основании находок в гнезде или на грызунах клещей, напитавшихся кровью.

В настоящей работе приводятся данные по методике лабораторного культивирования некоторых видов гамазовых клещей, относящихся к семействам Laelaptidae и Haemogamasidae. Вначале опыты проводились с клещом Eulaelaps stabularis Koch. В дальнейшем по той же методике было осуществлено культивирование клещей Haemolaelaps glasgowi Ewing, Haemogamasus ambulans Thor., H. mandschuricus Vitzt., H. serdjukovae Breg. и H. liponyssoides Ewing.

Для содержания клещей в лаборатории использовались садки-пробирки с постоянной влажностью, примененные Е. Н. Нельзиной для экспериментов с Bdellonyssus bacoti. Живые клещи были собраны с грызунов, отлавливаемых ловушками-давилками, или из их гнезд. Наблюдения за жизнедеятельностью клещей в садках велись с помощью стереоскопического микроскопа «Грену» при увеличении в 16 раз, что позволило

проследить отдельные детали биологии: питание и сроки развития различных стадий. Пробирки-садки с клещами сохранялись при комнатной температуре, в термостате при 24 и 37°, а также при температуре ледника.

Не реже одного раза в месяц клещи переносились из одного садка в другой, для того чтобы избежать подсыхания воды в садке и загрязнения его стенок выделениями клещей и плесенью. Перенос из садка в садок производился над эмалированной кюветой при помощи смоченной в воде кисточки.

Использование садков-пробирок позволило длительно сохранять клещей живыми. При достаточном питании выведенные в лаборатории клещи Eulaelaps stabularis, Haemogamasus ambulans и другие представители семейства Haemogamasidae выживали в лаборатории до 9 месяцев (срок наблюдения). Взрослые клещи Eulaelaps stabularis и Haemolaelaps glasgowi при комнатной температуре и голодании оставались живыми в садках до 4 месяцев.

Кормили клещей при их лабораторном культивировании в основном кровью грызунов. В качестве дополнительных объектов питания использовались раздавленные кусочки дождевых червей и личинок блох, а также мелкие зерновые клещики.

При кормлении клещей кровь наносилась с помощью пипетки на стенку пробирки. Голодные клещи обычно активно устремлялись к капле крови и начинали пить ее. У только что питавшихся клещей заметны просвечивающие через покровы ветви кишечника, заполненные алой кровью. Через несколько часов кровь в кишечнике темнеет. После подсыхания капли клещи достаточно охотно поедают и сухую кровь, соскабливая ее хелицерами со стенок пробирки.

Количество съеденной за один прием пищи у клещей Eulaelaps stabularis, Haemolaelaps glasgowi и представителей семейства Haemogamasidae относительно невелико. Показателем степени насыщения при кормлении кровью является наполнение ветвей кишечника, особенно заметное у нимф, обладающих более прозрачным хитином. Наибольшее количество крови одномоментно поглощают плодящиеся самки; самцы и неплодящиеся самки съедают меньшую порцию крови.

Клещи перечисленных видов в опытах одинаково охотно пили кровь различных диких грызунов, белых мышей, морских свинок, кроликов и человека. При отсутствии жидкой пищи клещи пили воду, высасывая ее из влажной фильтровальной бумаги на дне садка. Раздавленные кусочки мелких дождевых червей и личинки блох поедались всеми видами клещей, за исключением Haemogamasus liponyssoides, который, повидимому, принадлежит к строгим кровососам.

Самки и дейтонимфы клещей Eulaelaps stabularis и Haemolaelaps glasgowi при помещении в садки мелких зерновых клещиков активно нападали на них, схватывали хелицерами и съедали. От клеща оставалась лишь хитиновая оболочка. При совместном содержании в одной пробирке различных стадий развития клещей Eulaelaps stabularis и Haemolaelaps glasgowi личинки и протонимфы нередко поедались дейтонимфами и самками того же вида. Сок моркови и свеклы в опытах клещами не поедался.

Личинки всех перечисленных видов не питаются. У видов Eulaelaps stabularis и Haemolaelaps glasgowi питаются протонимфа, дейтонимфа и взрослые клещи. В отличие от них, у клещей семейства Haemogamasidae первой питающейся стадией является дейтонимфальная, а развитие личинок и протонимф происходит за счет эмбриональных запасов.

В опытах по кормлению клещей на живых взрослых и новорожденных грызунах положительные результаты были получены только с Haemogamasus liponyssoides. Клещи остальных видов не прокалывали кожи грызуна хелицерами, а лишь соскабливали высохшую кровь на участках с поврежденным эпидермисом. Также не дали отчетливых результатов по-

пытки кормления кровью на эпидермальных мембранах по методике, предложенной А. И. Лисовой для кормления комаров и москитов (наполнение кровью кожного мешочка, снятого с хвоста грызуна и помещенного в садок с клещами). В этих опытах клещи, как правило, прогрызали на отдельных участках кожу мышиного хвоста и питались выступавшей наружу кровью.

Клещи Haemogamasus mandschuricus, помещенные в искусственное гнездо с белой мышью, крови грызуна не пили и размножались, повидимому, благодаря питанию различными органическими остатками и имевшимися в гнезде зерновыми клещиками.

При обильном питании размножение клещей в садках происходило достаточно быстро, и уже через 4—5 суток из отложенных яиц или отрожденных личинок успевал развиться взрослый клещ. У клещей семейства Haemogamasidae в условиях эксперимента оплодотворенные напитавшиеся самки откладывали яйца, из которых в дальнейшем вылуплялись личинки. У клещей Haemolaelaps glasgowi, наряду с откладкой яиц, наблюдалось и отрождение личинок. Клещи Eulaelaps stabularis при комнатной температуре, как правило, отрождали только личинок. При более высокой температуре и обилии корма самки Eulaelaps stabularis иногда откладывали яйца, из которых через несколько часов вылуплялись личинки.

Отрожденная или вылупившаяся из яйца личинка клеща Eulaelaps stabularis через 8—9 час. линяла на протонимфу. Продолжительность протонимфальной стадии при обильном питании и температуре в 24° в среднем равнялась 40 час. Дейтонимфа при наличии пищи уже через 48 час. линяла на взрослого клеща.

Оплодотворенные самки Haemolaelaps glasgowi при обилии корма и температуре в 24° откладывали в течение суток до 6—7 яиц. Вылупление личинок наступало через 2—3 суток. Личинки линяли на протонимфу через 20—24 часа. Длительность протонимфальной стадии при обилии пищи — около 48 час. Дейтонимфа линяла на взрослого клеща через 2—3 суток.

При понижении температуры или при недостаточном количестве пищи развитие затягивалось на много дней.

Сроки развития различных видов семейства Haemogamasidae (Haemogamasus ambulans, H. mandschuricus и H. serdjukovae) в условиях эксперимента одинаковы. Оплодотворенные самки клещей Haemogamasus ambulans при достаточном питании были способны в течение суток откладывать до 2—3 яиц. Вылупление личинок происходило в течение 48 час. после откладки. Личинка линяла на протонимфу через 10—15 час. Протонимфа, не питаясь, линяла на дейтонимфу через 16—24 часа. Продолжительность дейтонимфальной стадии в среднем равнялась 48 час.

Клещи Haemogamasus liponyssoides откладывали более крупные яйца. Выход из них личинок происходил через 5—6 суток. Из яиц, отложенных в осенние месяцы и хранившихся при комнатной температуре, вылупление личинок наблюдалось весной следующего года, через 7 месяцев после кладки.

Личинки Haemogamasus liponyssoides превращались в протонимф через 2—3 суток, протонимфа в дейтонимфу — через 2 суток. Продолжительность стадии дейтонимфы при кормлении кровью, наносимой на стенки садка,— от 6 суток и более.

Наиболее легко удавалось культивировать клещей Haemogamasus ambulans и Haemogamasus mandschuricus. Культивирование Haemogamasus liponyssoides в садках-пробирках осуществлялось с трудом, часть клещей погибала, а линька дейтонимф на имаго часто задерживалась на длительный срок.

Личинки всех видов и протонимфы клещей семейства Haemogamasidae мало подвижны, они обычно концентрируются в наиболее увлажнен-

ных участках садка. Дейтонимфы и взрослые клещи активны и быстро ползают по стенкам пробирки в поисках пищи.

Оплодотворение самок может происходить сразу после линьки со стадии дейтонимфы. Откладка яиц питающимися самками обычно начиналась через 4—5 суток после оплодотворения и продолжалась при обилии пищи длительное время. В одном из опытов самка клеща Haemogamasus ambulans в течение 2 месяцев (срок наблюдения) отложила 72 яйца.

Описанная методика содержания и культивирования гамазовых клещей семейств Laelaptidae и Haemogamasidae в садках-пробирках при кормлении их капельножидкой кровью позволяет осуществлять опыты по переносу возбудителей различных трансмиссивных заболеваний и может быть использована в практике медицинских и ветеринарных научно-исследовательских учреждений.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

СОСТАВ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФАУНЫ ЖЕЛТОЙ АКАЦИИ (CARAGANA ARBORESCENS LAM.) В СТЕПЯХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Н. А. ТАМАРИНА

Биолого-почвенный факультет МГУ им. М. В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Желтая акация, как порода, устойчивая к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям, широко используется в степной зоне Европейской части СССР в полезащитных, придорожных и декоративных насаждениях. Родина желтой акации — Сибирь. В культуре она как декоративный кустарник известна с 1752 г., в лесные насаждения введена примерно в середине прошлого века. Будучи породой чужеземной, желтая акация в степях Европейской части СССР приобретает энтомофауну заново и, как правило, является новым кормовым растением для переходящих на нее видов. В связи с этим изучение обитающих на акации насекомых имеет как хозяйственно-практическое значение, так и определенный теоретический интерес для раскрытия закономерностей формирования новых комплексов насекомых и появления новых вредителей.

В качестве основного района для изучения фауны желтой акации на юге Европейской части СССР была выбрана южная часть Сталинградской области, характеризующаяся трудными лесорастительными условиями, типичными для полупустынных степей. Работа проводилась во время комплексной экспедиции биолого-почвенного факультета МГУ. Сбор материала производился в посадках Тингутинской лесной дачи Тингутинского степного лесхоза (60 км южнее Сталинграда), «Зеленого кольца Сталинграда», защитной лесной полосы Камышин — Сталинград, в районе Сталинграда, в насаждениях санатория «Горная поляна» и агролесо-садово-виноградной опытной станции (окрестности Сталинграда).

При маршрутной поездке вдоль трассы Сталинград — Степной были обследованы более южные посадки Аршань-Зельменской лесной дачи (Сталинградская область) и бывш. Элистинской лесной дачи (близ г. Степного Астраханской области).

В северной части Сталинградской области, где господствуют сухие степи, обследования проводились в Камышинском опытном пункте Всесоюзного научно-исследовательского института агролесомелиорации, на территории Камышинской селекционной станции и в Сестренкинской лесной даче.

В подзоне разнотравно-типчаковых степей материал собран в Восточной Украине, а именно в Велико-Анадольском и Ялынском лесничествах Велико-Анадольского лесхоза (Сталинская область). Наши данные о составе фауны желтой акации в степях Восточной Украины дополнены материалами С. И. Медведева. Ему же принадлежит относящийся к этим районам и приводимый нами материал по фауне дерезы (Caragana frutex Koch.) — вида, систематически близкого к желтой акации.

В работе использованы также данные экспедиции Зоологического института АН СССР по фауне желтой акации и дерезы Приуралья (Западно-Казахстанская область). Кроме материалов, изложенных в статьях сотрудников экспедиции («Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. XI, 1952), учтены сведения, любезно сообщенные нам Д. М. Штейнбергом.

Для выяснения происхождения фауны желтой акации в степях Европейской части СССР важное значение имело сравнение ее с исконной фауной этого кустарника. Однако, кроме работы Н. Н. Егорова по вредителям семян желтой акации и нескольких его замечаний о других насекомых, встречающихся на данном кустарнике (Н. Н. Егоровым всего зарегистрировано на желтой акации 20 видов), в этом отношении ничего не было известно. Поэтому мы предприняли поездку в Алтайский край — в районы естественного произрастания желтой акации.

Работа проводилась здесь на базе Лебяжинской лесной и агролесомелиоративной опытной станции Всесоюзного научно исследовательского института агролесомелиорации. В естественных стациях произрастания желтой акации сбор материала проведен в Барнаульском ленточном бору (Егорьевский район) и в Горном Алтае, в Минусинском лесничестве Горно-Алтайского лесхоза (Горно-Алтайская автономная область). Кроме того, в Алейской степи (Егорьевский район) обследованы искусственные насаждения желтой акации и естественные заросли дерезы.

Определение собраного материала любезно проведено и проверено специалистами по соответствующим группам насекомых: Л. В. Арнольди, Н. Н. Плавильщиковым, О. Л. Крыжановским, В. Н. Степановым — по Coleoptera, А. Н. Кириченко — по Heteroptera, А. С. Данилевским, И. В. Кожанчиковым — по Lepidoptera, Н. С. Борхсениусом — по Coccodea, Б. Б. Родендорфом — по Diptera, Н. А. Теленгой, М. Н. Никольской, А. Н. Желоховцевым, Г. А. Викторовым — по Hymenoptera, Н. С. Андриановой — по Psyllidae, Г. М. Развязкиной — по Auchenorhyncha, Е. Е. Айзенбергом — по Aphididae.

Работа выполнена под руководством Е. С. Смирнова. Пользуемся случаем выразить благодарность всем лицам, оказавшим содействие в проведении данной работы.

I. ФАУНА ЖЕЛТОЙ АКАЦИИ В УСЛОВИЯХ ЕЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИЗРАСТАНИЯ

В естественных условиях желтая акация распространена преимущественно в лесной зоне. Биотопами ее являются долины рек, разреженные леса, опушки, овражные и каменистые склоны, скалы. В степной зоне она встречается реже, причем придерживается ее окраин и выбирает тенистые местообитания.

В Горном Алтае акация входит в состав подлеска как по склонам гор, так и по долинам рек. Долины рек наиболее благоприятны для произрастания акации, о чем свидетельствует мощность ее развития. Акация достигает здесь высоты до 4—5 м при диаметре ствола до 10 см. Она часто теряет форму кустарника и приобретает облик деревца с очищенным стволом и пышной, развитой кроной.

В сосновых ленточных борах, пересекающих Алейскую степь, желтая акация занимает наиболее влажные биотопы — междюнные понижения, приозерные террасы. По берегам озер акация нередко пышно развивается и образует густые заросли, но все же здесь она никогда не достигает таких размеров, как по долинам рек Горного Алтая, и имеет среднюю высоту около 2 м.

Комплекс насекомых, питающихся в естественных условиях на желтой акации, в обследованных нами районах Алтайского края исчисляется 60 видами. С точки зрения кормовых связей насекомых, комплекс этот слагается из специфических обитателей желтой акации и дерезы, из видов, связанных с различными бобовыми растениями вообще, и из многоядных видов.

Наибольший интерес, естественно, представляет группа специфических для данного растения обитателей, так как именно по ее характеру можно судить о своеобразии фауны. В данную группу входит 10 видов (Acyrthosiphon caraganae Cholodk., Xeniomyza sp. n., Contarinia sp. n., другой вид Itonididae, ближе не определенный, Lithocolletis sp., Gracillaria sp. n., Empoasca sp. n., Eurytoma caraganae Nik., Psylla sp. n., Therioaphis sp. n.[1]), что составляет около 17% фауны. Бо́льшая часть из этих видов (первые шесть видов) обнаружена только на желтой акации; остальные явно предпочитают ее, хотя развиваются также на дерезе. По своему обилию отмеченные виды преобладают над многоядными, образуя основной фон обитателей кустарника. Так, наиболее характерным и массовым видом, живущим на желтой акации, является акациевая листоблошка (Psylla sp. n.). В ленточных борах и в Горном Алтае листоблошка размножается в огромных количествах. Излюбленной пищей для личинок является сок молодых бобов, под чашечками которых они сосредоточиваются в массе, а также молодых побегов и листьев. В ленточных борах нам не удалось найти ни одного неповрежденного боба, а на молодых побегах располагались большие колонии, насчитывающие до 50 и более личинок.

В Горном Алтае, наряду с листоблошкой, на бобах и молодых побегах часто встречается акациевая тля (Acyrthosiphon caraganae Cholodk.).

---

[1] В списках, приведенных на стр. 312—317, указано, кем установлены новые виды.

Тли нередко сплошь покрывают поверхность бобов. На листьях акации в большом количестве развиваются минирующие мухи и галлицы. Из мин нами выведен новый вид — Xeniomyza sp. n. К сожалению, не удалось вывести имаго галлицы (Itonididae), поэтому точное определение вида дать невозможно. Галлы же очень характерны — они либо имеют форму небольшого вздутия в области срединной жилки, либо (что наблюдается чаще) в галл превращен весь листок, свернутый пополам по срединной жилке. Несмотря на то что видовая принадлежность галлицы не установлена, мы все же относим ее к разряду специфических обитателей Caragana, поскольку виды Itonididae весьма специализированы по кормовым растениям.

Следует отметить также минирующую бабочку Gracillaria sp. n. В Алтайском крае, по крайней мере в районах нашей работы, данный вид встречался на желтой акации редко. Однако он, несомненно, является характерным представителем ее фауны, о чем свидетельствует пищевая дифференциация, свойственная вообще минирующим бабочкам, и значительная численность Gracillaria sp. n. на акации в других районах. В частности, по материалам А. И. Черепанова, предоставленным им Зоологическому институту АН СССР, Gracillaria sp. n. обычна на листьях желтой акации в окрестностях Новосибирска, где этот кустарник образует подлесок в сосновых борах.

За счет семян желтой акации в массе развиваются акациевая толстоножка (Eurytoma caraganae Nik.) и акациевая галлица (Contarinia sp. n.). Толстоножка является первостепенным вредителем семян акации и приносит ощутимый для хозяйства ущерб. Согласно материалам Н. Н. Егорова (1950), толстоножка заражает в Алтайском крае 54% бобов акации. Численность галлицы также очень велика, хотя хозяйственное значение ее несравненно меньше, чем толстоножки. Галлица заселяет около 7% бобов, но зато каждый из них бывает буквально сплошь забит личинками. По наблюдениям Н. Н. Егорова, общее количество личинок в бобе обычно составляет 20—40 шт., но может достигать 80—90 и максимально — 120 шт. Поэтому даже при относительно невысокой зараженности бобов галлицы развиваются в массе.

Таким образом, подавляющее большинство видов, питающихся только желтой акацией или также и дерезой, имеет в Алтайском крае на акации высокое обилие, что является следствием их исконной связи с данным растением. Своеобразие естественной фауны акации подчеркивается и тем обстоятельством, что отмеченные виды приурочены главным образом к стациям естественного произрастания их кормового растения. Будучи обычными представителями на акации в лесу и по долинам рек, указанные виды редко встречаются в искусственных лесных посадках Алейской степи.

Группа насекомых, связанных с различными травянистыми и кустарниковыми бобовыми растениями, составляет в фауне желтой акации 20%. Из их числа в светлых насаждениях и по опушкам на молодых побегах акации многочисленна цикада Gargara genistae F.; в ленточных борах на акации обычна Thecla rhymnus Ev., гусеницы этой бабочки объедают бобы и листья; в Горном Алтае листья значительно объедает долгоносик Sitona ovipennis Hoch. Семена повреждают долгоносики Tychius quinquepunctatus F. и T. venustus F. В результате деятельности обоих видов зараженными оказываются 6% бобов. Остальные виды данной группы встречаются в единичных экземплярах.

Наиболее многочисленную в видовом отношении группу (57% фауны) образуют многоядные виды, но, несмотря на их видовое разнообразие, нам не приходилось наблюдать на акации какие-либо многоядные виды в большом количестве. Чаще других в ленточных борах встречаются Palomena prasina L., Dolycoris baccarum L., Cacoecia rosana L., Mamestra sp. В горном Алтае листву заметно объедают различные долгоносики,

главным образом Sciaphilus albilaterus Fst., наряду с упомянутым выше Sitona ovipennis Hoch.

Однако при определенных условиях, когда многоядные виды размножаются в большом количестве на различных лиственных породах, они могут встречаться в массе и на акации. Подобное явление наблюдал в 1923 г. Г. Я. Бей-Биенко (1924) в Западном Алтае (между Усть-Каменогорским и Риддерским рудниками) в отношении непарного шелкопряда (Porthetria dispar L.).

Итак, ни виды, развивающиеся за счет бобовых растений вообще, ни тем более многоядные виды не имеют на желтой акации такого обилия, какое наблюдается у специфических обитателей этого кустарника.

В экологическом отношении фауна желтой акации слагается в основном из лесных видов. В то же время процент настоящих дендрофилов в ее составе невелик. Это особенно бросается в глаза при рассмотрении комплекса древогрызущих насекомых. Заселяющие акацию усачи из рода Clytus — насекомые многоядные, развивающиеся на различных лиственных породах. Случаи поселения их на акации сравнительно редки. Значительное место в фауне акации занимают виды, свойственные травянистой растительности или обитающие как на травянистой, так и на кустарниковой растительности. Такой состав фауны акации связан, повидимому, с малочисленностью лиственных пород на Алтае, что обусловливает обедненность их фауны вообще.

В целом анализ фауны желтой акации с точки зрения кормовых отношений слагающих ее видов, их численности и экологических особенностей позволяет вскрыть черты, присущие ей как исконно сложившемуся комплексу, в котором ведущее место принадлежит специфическим обитателям этого растения.

II. ФАУНА ЖЕЛТОЙ АКАЦИИ В СТЕПЯХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР И ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

1. Дереза (Caragana frutex Koch.) как основной источник фауны посадок желтой акации

А. Роль дерезы в распространении видов, исконно связанных с желтой акацией. В Европейских степях фауна насекомых желтой акации по числу видов не уступает исконной алтайской фауне — отмечено 64 вида для Сталинградской области и 49 видов для Восточной Украины [2].

Несмотря на удаленность от границ естественного ареала, желтая акация в Европейской части СССР не лишена вовсе, как полагали ранее, своих специфических обитателей. Здесь на акации развивается ряд видов, характерных для ее алтайской фауны. Например, в Восточной Украине таковыми являются Empoasca sp. n., Acyrthosiphon caraganae Cholodk., Therioaphis sp. n., Eurytoma caraganae Nik. Это объясняется тем, что желтая акация, в отличие от многих других пород, происходящих из удаленных районов, имеет в Европейских степях своеобразного «посредника» в формировании фауны, а именно — дерезу.

Дереза распространена от Молдавии до верховьев Лены. Это полиморфный пластичный вид, образующий в пределах занятой им обширной площади несколько разновидностей. Одна из разновидностей часто произрастает в кустарниковых зарослях открытых степей, на солнечных сухих склонах и скалах, другие же входят под полог лесов. В Западном Алтае ареал дерезы совпадает с ареалом желтой акации, и нередко они произ-

[2] Отмеченные в этих районах насекомые, питающиеся корнями желтой акации, в данном случае не учитываются, так как на Алтае соответствующий материал не собирался.

растают в одних стациях, но далее дереза идет далеко на запад — в Европейскую часть СССР.

Комплексы насекомых, свойственные дерезе и желтой акации, в Алтайском крае имеют много общего. Наблюдающиеся между ними различия падают главным образом на многоядные виды, что в данном случае несущественно. Связь этих видов с тем или другим из интересующих нас растений, несомненно, обусловливается скорее экологическими условиями стаций его произрастания, чем спецификой кормового растения. Виды же, развивающиеся на бобовых, т. е. более тесно связанные (по сравнению с многоядными) с кормовым растением, отмечены в основном как на дерезе, так и на желтой акации. Еще более определенно на сходство фаун указывают специфические виды.

Из восьми видов этой группы пять развивается и на желтой акации. Правда, нужно отметить, что фауна дерезы обладает и некоторыми особенностями по сравнению с таковой акации. Виды, не встречающиеся на акации, размножаются на дерезе в массе, являясь основными ее обитателями. В то же время большинство общих с желтой акацией видов имеет на дерезе более низкую численность. Такие обычные и даже массовые на акации насекомые, как Psylla sp. n., Eurytoma caraganae Nik., Empoasca sp. n., на дерезе встречаются редко.

Однако, несмотря на различие в численности тех или иных видов, обитающих как на дерезе, так и на акации, для нас важно сейчас отметить прежде всего их общность. Некоторые из них сохраняются на дерезе в Европейских степях и переходят на желтую акацию при введении ее в культуру, создавая тем самым элементы общности фауны желтой акации Алтая и Европейских степей.

Данные виды являются широко распространенными, лесными по происхождению формами. В Европейских степях они обитают в кустарниковых зарослях на дерезе, но высокой численности не имеют (Eurytoma caraganae Nik., Acyrthosiphon caraganae Cholodk., Therioaphis sp. n.). Перейдя в искусственные насаждения акации, по мере роста последних и по мере того, как здесь складываются условия лесного типа, исконные обитатели акации могут увеличивать свою численность и вредить в посадках (например, Eurytoma caraganae Nik.). С продвижением на юг число таких видов убывает. В полупустынных Сталинградских степях, в отличие от типчаково-разнотравно-ковыльных степей Восточной Украины, нет Xeniomyza sp. n. и Empoasca sp. n.; очень редко в степных районах встречается Acyrthosiphon caraganae Cholodk.

Итак, ранее считалось, что породы, происходящие из отдаленных районов, в Европейских степях либо не имеют специфической фауны, либо на них живут некоторые специфические виды, распространяющиеся вместе с ними. Данный путь для большинства обитателей акации почти исключен (кроме некоторых видов, скрытно живущих в семенах), поскольку на большие расстояния завозятся только семена акации. Важную роль в расселении специфических обитателей акации играет дереза, выполняющая роль «посредника». При распространении на небольшие расстояния имеют место также пути, связанные с деятельностью человека (завоз с посадочным материалом, топливом и т. п.).

Б. Переход на желтую акацию степных обитателей дерезы. Несмотря на некоторое сходство с естественной фауной, для фауны акации на юге Европейской части СССР все же более характерны черты, вытекающие из природы степных посадок. В этом отношении дерезе принадлежит большая роль. Заросли степных кустарников, где дереза обычно является ведущей породой, представляют собой естественный элемент ландшафта, как бы промежуточный по своим экологическим условиям между степью и лесом и близкий к условиям посадок, особенно молодых. Вследствие этого на акацию переходят степные обитатели дерезы. Например, в Сталинградской области это Agrilus tamarinae Step.

(= A. constantini Obenb.) [3], Sphenoptera cuprina Motsch., Salebria marmorata Alph.

В районах, где дереза произрастает вблизи посадок акации, расселение этих видов происходит наиболее просто. В более отдаленные места насекомые могут попадать как активно, путем расселения через промежуточные пункты — лесопосадки и декоративные насаждения, — так и пассивно, вместе с посадочным материалом (например, личинки Sphenoptera cuprina Motsch.) и с хворостом (например, личинки Agrilus tamarinae Step.), который в степных районах употребляется в качестве топлива, а также для плетения заборов и некоторых изделий.

Таким образом, дереза является одним из основных источников заселения желтой акации. Выявление состава ее фауны в различных степных районах имеет немалое значение для прогноза появления вредителей в посадках желтой акации. Но изучения фауны дерезы еще недостаточно для полного решения вопроса о составе фауны желтой акации и количественном соотношении видов.

Прежде всего не все виды, связанные с дерезой, переходят на желтую акацию. Так же как и на Алтае, в Европейских степях на дерезе обитают виды, не встречающиеся на акации, например минирующая ветки муха Agromysidae, шелкопряд Eriogaster neogena F. W. и др. Оказалось, что гусеницы E. neogena, весьма обычные на дерезе, не способны развиваться на желтой акации не только в природе, но и в условиях эксперимента (Штейнберг, 1950). Повидимому, причиной невозможности таких переходов на новое кормовое растение является узкая кормовая специализация видов.

Кроме того, что особенно важно, численность степных обитателей дерезы, переходящих на желтую акацию, как правило, значительно увеличивается. В результате они превращаются в массовых вредителей, хотя при изучении их в естественных биотопах не вызывают подозрений. При этом характерно, что наиболее опасные вредители желтой акации происходят именно из состава степной фауны дерезы. Это объясняется, во-первых, кормовой приуроченностью данных видов к Caragana и, во-вторых, их биологическими особенностями, сложившимися в условиях зарослей степных кустарников. Таким новым вредителем акации является, например, узкотелая златка Agrilus tamarinae Step., о которой мы ранее сообщали (Тамарина, 1950).

В степных районах златка в массе размножается на акации, что нередко приводит посадки к усыханию. Гибель посадок была обнаружена нами в 1950 г. в Тингутинском лесничестве Сталинградской области. Дальнейшие обследования показали, что в районе Сталинграда поражение златкой желтой акации представляет собой явление обычное. Во многих пунктах в результате ее деятельности акация полностью выпадала из насаждений, а причина оставалась неизвестной. На родине желтой акации, в стациях ее естественного произрастания, златка отсутствует. В то же время материалы экспедиции Зоологического института АН СССР показали, что A. tamarinae обитает в кустарниковых зарослях открытой степи на дерезе, которая и является ее исконным кормовым растением. Судя по имеющимся в настоящее время находкам, A. tamarinae распространена в степях Европейской части СССР, где первоначально ареал ее был ограничен распространением дерезы. С появлением искусственных посадок желтой акации и переходом на нее златки происходит расширение ареала этого вида, и он проникает в полупустынные степи, где дерезы нет.

В переходе A. tamarinae с дерезы на желтую акацию, несомненно,

---

[3] Данный вид был описан как новый A. tamarinae В. Н. Степановым (1952). Однако в коллекции А. В. Алексеева имеются экземпляры этого вида, определенные Обенбергером как A. constantini Obenb.

сыграло роль близкое родство этих кустарников, а также территориальная близость зарослей дерезы и посадок желтой акации. Многочисленные насаждения желтой акации в степях, особенно увеличившиеся в последние годы, благоприятствовали распространению на ней златки. Тем не менее, несмотря на немалое значение этого условия, оно еще недостаточно для превращения потребителя во вредителя, как показывает пример многих насекомых, переходящих на желтую акацию, в том числе и с дерезы.

Понятие «вредитель» связано с хозяйственной деятельностью человека и имеет экономический смысл. Вредителями являются насекомые, питание которых на растениях наносит хозяйственно ощутимый ущерб. Таковыми становятся виды, приобретающие постоянную, более или менее высокую, численность на данном растении, или те, которые начинают периодически размножаться на нем в массе.

Поэтому решение проблемы происхождения вредителей прежде всего начинается с вопроса, почему на новом кормовом растении или при новых условиях его культивирования повышается жизненность отдельных видов и, как результат этого, возрастает численность их популяций. Для выяснения этого вопроса необходимо знание биологических предпосылок, благодаря которым оказывается возможным не только переход на новое кормовое растение, но и повышение жизненности вида в новых для него условиях среды.

По своей биологии желтоакациевая златка — теплолюбивый и солнцелюбивый вид; она заселяет хорошо прогреваемые и освещаемые кусты. Личинки ее питаются только свежей древесиной и не способны развиваться в мертвой. Если яйцо случайно отложено на засохшую ветку, то молодые личинки, вбуравившись в кору, очень быстро погибают. Эти особенности биологии златки явились предпосылками для заселения ею молодых посадок желтой акации, что благоприятно отразилось на жизненности златки и привело к увеличению ее численности. Массовое размножение златки наблюдается прежде всего именно в молодых насаждениях. Златка начинает заселять посадки с 2-летнего возраста и к 5—6-летнему возрасту заражает их на 100%, приводя к катастрофическому усыханию.

Другая причина массового размножения златки на акации заключается в том, что условия, благоприятные для ее развития, часто создаются и в более старых насаждениях, произведенных в открытой степи на плакорах. Эти насаждения, как показывает материал, златка охотно заселяет. В результате A. tamarinae в условиях степных посадок располагает обилием не только пищи, но и стаций обитания.

Наконец, как известно (Смирнов и Келейникова, 1950), в повышении жизненности вида важную роль может играть фактор смены кормового растения.

Все это привело к тому, что, перейдя на новое кормовое растение — желтую акацию, узкотелая златка A. tamarinae оказалась не только ее потребителем, но и вредителем.

2. Заселение желтой акации видами, питающимися различными бобовыми растениями, и многоядными видами

На желтую акацию переходит ряд видов, развивающихся на различных бобовых растениях местной флоры. Большинство из них имеет в СССР широкий ареал и встречается на акации повсеместно, в том числе и на Алтае. Но численность видов на акации в исследованных районах различна. Одной из причин этого является перемена видами на протяжении их ареала предпочитаемого кормового растения. Долгоносик Tychius venustus F. в Восточной Украине развивается за счет семян дерезы и ракитника и не встречается на желтой акации. В Приуралье долгоносик уже заселяет желтую акацию, однако все же предпочитает первые два

кустарника. Наконец, на Алтае T. venustus размножается на желтой акации и редко встречается на дерезе. Приблизительно такую же избирательность дерезы в западных районах, а акации — в восточных проявляет Thecla rhymnus Ev. В Восточной Украине и в Приуралье гусеницы T. rhymnus развиваются на дерезе и не отмечены на желтой акации. На Алтае же и в ленточных борах мы наблюдали питание гусениц бобами и листьями акации и ни разу не встречали этого вида на дерезе. Отмечен ряд аналогичных случаев предпочтения акации в восточных районах или, наоборот, в западных.

Факты изменения насекомыми отношений к кормовым растениям связаны, несомненно, с фенологическими, климатическими, растительными и другими условиями районов и заслуживают специальных исследований.

Кроме широко распространенных видов, акацию заселяют и виды, свойственные фауне бобовых Европейской части СССР. Они не заходят далеко на восток, имеют, как правило, более южный ареал и являются характерными представителями фауны степных посадок. К их числу принадлежит, например, Colias croceus Fourc. Этот вид переходит на акацию с травянистых бобовых и держится в хорошо освещенных стациях. Гусеницы обычны по опушкам, в негустых старых насаждениях, в молодых посадках и даже на посевах в питомниках, как это наблюдалось в Велико-Анадольском лесничестве. Акацию заселяют также виды, свойственные пустынно-степной зоне, которые на родине ее не встречаются (например, Etiella zinckenella Tr.). Для акациевой огневки (E. zinckenella) известен обширный круг кормовых растений, и все же она в колоссальных количествах концентрируется в насаждениях акации.

Концентрация в посадках акации отмечена для ряда видов, связанных с бобовыми растениями (люцерновая тля — Aphis medicaginis Koch., люцерновый скосарь — Otiorrhynchus ligustici L. и др.). Концентрация люцернового скосаря в насаждениях акации носит, по наблюдениям А. В. Ликвентова (1949), периодический характер, в зависимости от условий данного года. Скопление и массовое размножение насекомых в посадках объясняется, повидимому, многими условиями, которые оказываются более благоприятными для развития насекомых по сравнению с открытой степью, как-то: бо́льшая влажность воздуха, пониженная инсоляция, менее высокая температура и т. д. Важное значение имеет также длительное наличие в посадках сочной молодой растительности. В то время как травянистые растения в степи быстро прекращают вегетацию и выгорают, деревья и кустарники продолжают давать прирост и сохраняют свою листву. Поэтому в поисках пищи насекомые привлекаются посадками и скопляются в них.

Благодаря концентрации в насаждениях и высокой численности многие обитатели бобовых растений играют существенную роль в фауне акации.

Многоядные виды составляют наибольшее число видов в фауне акации и представлены главным образом широко распространенными формами. Тем не менее видовая общность этого комплекса в разных районах очень невелика: 88% видов этой группы, зарегистрированных в Сталинградской области, и 79% — в Восточной Украине, не отмечены на желтой акации в Алтайском крае. Отличие в этом отношении между фаунами Сталинградской области и Восточной Украины меньше, но все же 61% многоядных видов, встречающихся на акации в Украинских степях, не входит в список видов, отмеченных для Сталинградской области. Это мы объясняем тем, что связь многоядных видов с желтой акацией как с кормовым растением неглубока и заселение ими посадок в гораздо большей степени определяется комплексом экологических условий — типом насаждений, их возрастом, составом окружающей растительности и т. д. Именно поэтому комплекс многоядных видов, встречающихся на желтой акации, в различных районах весьма непостоянен.

Список видов насекомых, питающихся желтой акацией (Caragana arborescens Lam.)*

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Сталинградская обл.	Восточная Украина
	Saltatoria			
	Tettigoniidae			
1	Tettigonia caudata Charp.	—	—	+
	Homoptera			
	Membracidae			
2	Centrotus cornutus L. .	+	—	—
3	Gargara genistae F. . .	+	+	+
	Cicadellidae			
4	Penthimia atra Goeze .	—	+	+
	Jassidae			
5	Platymetopius undatus de Geer . . . . . (Отмечен на Украине Г. М. Развязкиной)	—	—	+
	Eupterygidae			
6	Empoasca sp. n. . . . (Новый вид установлен Г. М. Развязкиной)	+	—	+
7	Zygina parvula Boh. .	—	—	+
8	Zygina sp. n. . . . . (Вид, по мнению Г. М. Развязкиной, возможно, новый)	—	—	+
	Psyllidae			
9	Psylla sp. n. . . . . (Новый вид установлен Н. С. Андриановой)	+	—	—
	Aphididae			
10	Therioaphis sp. nov.* (Новый вид установлен Е. Е. Айзенбергом. В Алтайском крае вид не был найден в условиях естественного произрастания желтой акации, по-видимому, случайно, так как тесно связан с этой породой и широко распространен с ней, в частности в лесной зоне например, под Москвой)	+	+	+
11	Acyrthosiphon caraganae Cholodk.	+	+	
12	Aphis medicaginis Koch.	+	+	+
	Pseudococcidae			
13	Phenatococcus pumilis Kir.	—	+	
14	Ph. aceris (Geoffr.) . .	—	—	
15	Heliococcus bohemicus Sulc.	—	—	
	Lecaniidae			
16	Eulecanium corni Bouché	+	+	
	Diaspididae			
17	Diaspidiotus ostreaeformis Curt.	—	—	
18	D. perniciosus Comst.	—	—	
19	D. leguminosum (Arch.)	—	—	—
20	Rhizaspidiotus caraganae Kir.	—	—	+
	Heteroptera			
	Miridae			
21	Adelphocoris lineolatus Goeze	+	—	
22	Lygus pratensis L.* . .	+	+	
23	Plagiognathinarum gen. n., sp. n.* . . . . . (Новый род и вид установлены А. Н. Кириченко)	+	—	
24	Plagiognathinarum gen. n., sp. n. . . . . (Новые род и вид установлены А. Н. Кириченко)	+	—	—
	Pyrrhocoridae			
25	Pyrrhocoris apterus L.	—	—	+

* При составлении списка использованы собственные материалы и литературные сведения (если в литературе точно указаны районы нахождения вида на желтой акации, это специально оговорено). Наши данные по фауне акации в основных районах работы (Алтайский край, Сталинградская область, Восточная Украина) дополнены материалами Н. Н. Егорова (Алтайский край), С. И. Медведева (Восточная Украина) и Е. Н. Поливановой (Сталинградская область). Виды, найденные на желтой акации в Алтайском крае только в искусственных насаждениях, отмечены звездочкой.

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Сталинградская обл.	Восточная Украина
	Coreidae			
26	Coreus marginatus L.	+	—	—
27	Ceraleptus gracilicornis H. S.			—
28	Brachycarenus tigrinus Schill.		+	+
29	Stictopleurus punctatonervosus Goeze	—	+	—
30	S. nysioides Reut. *	—		—
	Pentatomidae			
31	Palomena prasina L.	+	—	+
32	P. viridissima Poda	+	—	—
33	Peribalus vernalis Wolff.	—	—	+
34	P. inclusus Dohrn.	—	+	—
35	Carpocoris pudicus Poda	+	—	—
36	C. fuscispinus Boh.	+	+	+
37	Dolycoris baccarum L.	+	+	+
38	Piezodorus lituratus F.	+	—	+
39	Elasmostethus interstinctus L.	+	—	
40	Elasmucha betulae De Geer	+	—	—
	Coleoptera			
	Scarabaeidae			
41	Maladera holosericea Scop.	—	+	—
42	Amphimallon solstitialis L.	—	+	+
43	Lasiopsis canina Zoubk.	—	+	—
44	Rhizotrogus aequinoctialis Hrbst.	—	—	+
45	R. aestivus Ol.		—	+
46	Melolontha hippocastani F.	+	—	—
47	M. melolontha L.		—	+
48	Anoxia pilosa F.		—	
49	Anomala dubia Scop.	—	+	—
50	Phyllopertha horticola L.	+	—	—
51	Hoplia parvula Kryn.	—	+	—
52	Epicometis hirta Poda		+	—
53	Oxythyrea funesta Poda	—	+	—
54	Cetonia aurata L.	+	+	—
	Elateridae			
55	Lacon murinus L.	+	+	—
56	Corymbites boeberi Germ.	+	—	—
57	Selatosomus latus F.	—	+	—
58	S. aeneus L.	+	+	—
59	Prosternon tessellatum L.	+	+	—
60	Agriotes gurgistanus Fald.	—	—	+
61	A. sputator L.		—	+
62	Cardiophorus discicollis Hbst.	—	+	—
63	C. rufipes Goeze	—	+	
64	Cardiophorus ? asellus Er.	—	+	—
	Buprestidae			
65	Sphenoptera cuprina Motsch.	—	+	—
66	Anthaxia sp.	+		
67	Agrilus tamarinae Step. sp. n. (В отношении Украины — по данным И. Я. Шевырева)	—	+	+
68	Agrilus sp.	+	—	—
	Cantharididae			
69	Cantharis livida L.	—	+	—
	Helodidae			
70	Cypnon sp.	—	+	—
	Melyridae			
71	Ebeus pedicularis Schrank	—	+	—
	Nitidulidae			
72	Brachypterolus pulicarius L.	+	—	—
73	Meligethes sp.	+	+	—
	Mordellidae			
74	Anapsis frontalis L.	+	—	—
	Meloidae			
75	Mylabris bivulnera Pall.*	+	—	—
76	Epicauta erythrocephala Pall.	—	—	—
77	E. megalocephala Gebl.*	+		—
	Alleculidae			
78	Podonta sp. Reitt.	—	+	—
79	Omophlus proteus Kirsch.	—	+	+
	Tenebrionidae			
80	Tentyria nomas Pall.	—	+	—
81	Blaps halophila Fisch.	—	+	—
82	Oodescelis polita Sturm.	—	+	+
83	Pedinus femoralis L.	—	+	+
84	Opatrum sabulosum L.	—	+	+
85	Gonocephalum pusillum F.	—	+	—
	Cerambycidae			
86	Rhopalopus sp.	—	+	—

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Сталинградская обл.	Восточная Украина
87	Xylotrechus rusticus L.	—	+	—
88	Clytus ? arietis L.	—	+	—
89	Clytus sp.	+	—	—
90	Chlorophorus varius Müll	—	+	—
91	Asias ephippium Stev.	—	—	—
92	A. halodendri (Pall.)*	+	—	—
93	Cerambycidae (Вид ближе не определен)	—	—	+
	Chrysomelidae			
94	Clytra quadripunctata L.	+	—	—
95	Cryptocephalus laevicollis Gebl.	—	+	+
96	C. flavipes F.	—	—	+
97	Cyptocephalus ? elongatus Germ.	—	+	—
98	C. chrysopus Gmel.	—	+	—
99	Pachybrachis tessellatus Ol.	—	+	+
100	P. probus Wse	—	—	+
101	Cercyonops caraganae Gebl.	+	—	—
	Bruchidae			
102	Kytorrhinus quadriplagiatus Mtsch.	—	+	+
	Curculionidae			
103	Otiorrhynchus ligustici L.	—	+	+
104	O. velutinus Germ.	—	+	—
105	Polydrosus mollis Ström	+	—	—
106	P. inustus Germ.	—	+	—
107	P. picus F.	—	+	—
108	Sciaphilus albilaterus Fst.	+	—	—
109	Eusomus acuminatus Boh.	—	+	—
110	E. ovulum Germ.	—	+	—
111	Sitona crinitus Hbst.	—	—	—
112	S. lineatus L.	—	—	—
113	S. ovipennis Hoch.	+	—	—
114	S. puncticollis Steph.*	+	—	—
115	S. callosus Gyll.	—	—	+
116	S. humeralis Steph.	—	—	+
117	Psalidium maxillosum F.	—	+	—
118	Thylacites pilosus F.	—	+	—
119	Tanymecus palliatus F.*	+	—	—
120	Bothynoderes foveicollis Gebl.	—	+	—
121	Gleonus piger Scop.	—	+	—
122	Phytonomus anceps Boh.	—	+	—
123	Tychius quinquepunctatus F.	+	—	+
124	T. venustus F.	+	—	—
125	Mesagroicus ? portventris Rtt.	—	+	—
126	Apion flavipes Payk.	+	—	—

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Сталинградская обл.	Восточная Украина
	Hymenoptera			
	Tenthredinidae			
127	Pteronidea ? tibialis Newm.	+	—	—
	Chalcididae			
128	Eurytoma caraganae Nik.	+	+	+
	Diptera			
	Itonididae			
129	Contarinia sp. n. (Новый вид установлен Б. Б. Родендорфом)	+	—	—
130	Itonididarum gen.? sp.?	+	—	—
	Agromyzidae			
131	Liriomyza congesta Beck.	—	—	—
132	L. (Phytoliriomyza) perpusilla Meig. (Связь с желтой акацией точно не установлена)	+	—	+
133	Xeniomyza sp. n. (Новый вид установлен Б. Б. Родендорфом)	+	—	+
134	Phytomyza sp. n. (Новый вид установлен Б. Б. Родендорфом. Обнаружен в районе Караганды Мухачевым)	—	—	—
135	Phytomyza sp. (Отмечен для Московской обл. Е. С. Смирновым)	—	—	—
136	Agromyzidarum gen.? sp.?	—	+	—
	Muscidae			
137	Chortophila florilega Zett.	—	+	—
	Lepidoptera			
	Zygaenidae			
138	Zygaena angellicae O.	—	—	—
	Tortricidae			
139	Tortrix praeclarana Kenn.	+	—	—
140	Cacoecia rosana L.	+	—	—
141	Exapata congelatella Cl.	—	—	—
142	Ancylis sp.	+	—	—
143	Laspeyresia nigricana Steph.	—	—	—

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Сталинградская обл.	Восточная Украина
	Lithocolletidae			
144	Lithocolletis sp. . . .	+	—	+
145	Gracilaria sp. n. . . . (Новый вид установлен А. С. Данилевским)	+	—	—
	Eupistidae			
146	Coleophora sp.	+	—	—
147	Coleophora sp.	-	+	—
	Pyralididae			
148	Etiella zinckenella Tr.	—	+	+
149	Salebria marmorata Alph.	—	+	+
150	Microlepidoptera . . . (Вид ближе не определен, повреждает семена)	+	—	—
	Pieridae			
151	Colias croceus Fourc. .	—	—	+
	Lygaenidae			
152	Thecla rhymnus Ev. .	+	—	—
153	Cyaniris argiolus L. . .	—	—	+
	Geometridae			
154	Hemithea strigata Müll.	—	—	—
155	Acedalia sp.	+	—	—
156	Biston (Lycia) hirtaria Cl.	—	+	—

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Сталинградская обл.	Восточная Украина
157	Amphidasis betularia L.	—	—	+
158	Synopsia sociaria Hb. .	—	+	—
159	Boarmia crepuscularia Hb.	—	+	—
160	Boarmia sp.	—	+	—
	Liparidae			
161	Orgyia dubia Tauscher	—	+	—
162	O. ericae Germ. . . .	+	—	—
163	Olene fascelina L. . .	—	—	—
164	Porthetria (Lymathria) dispar L.	+	—	—
	Noctuidae			
165	Agrotis segetum Schiff.	—	—	+
166	Agrotis sp.	—	+	—
167	Euxoa basigramma Strg.	—	+	—
168	E. tritici L.	—	+	—
169	Mamestra persicariae L.	—	—	+
170	Mamestra sp.	+	—	—
171	Calocampa exoleta L. .	—	—	+
172	Chloridea peltigera Sch.	+	—	—
173	Ch. obsoleta F.	—	—	+
174	Plusia sp.	—	—	+
175	Plusia sp.	+	—	—
176	Spilosoma sp.	—	—	+
	Arctiidae			
177	Palparctia spectabilis Tausch.	—	+	—
178	Arctia caja L.	+	—	—

3. Зональные черты фауны степных насаждений желтой акации

Зональные черты фауны степных посадок акации в общем сводятся к следующему. В степной зоне уменьшается число северных лесных форм. Ряда специфических для лесной зоны обитателей акации здесь нет. Широко же распространенные мезофильные виды успешно заселяют посадки и даже концентрируются в них (некоторые усачи, акациевая толстоножка, люцерновая тля и др.). Наряду с этим в состав фауны искусственных насаждений входят южные формы, связанные с древесной и кустарниковой растительностью степей, и среди них первое место принадлежит обитателям дерезы.

Своеобразной чертой фауны является заселение искусственных насаждений сорно-полевыми видами (Thylacites pilosus F., Chortophila florilega Zett., Agrotis segetum Schiff., Otiorrhynchus velutinus Germ., Psalidium maxillosum F.) и степными (Eusomus acuminatus Boh., Orgyia dubia Tauscher, Euxoa basigramma Strg.). Количество таких видов особенно велико в молодых насаждениях акации, где они образуют комплекс, совершенно не свойственный естественному возобновлению кустарника в Алтайском крае. Наибольший интерес представляют виды, переходящие с дикой степной растительности. Обилие этих видов в посадках показывает, что из состава степной фауны возникает ряд новых вредителей древесных и кустарниковых пород. Как новые вредители в Сталинград-

Список видов насекомых, питающихся дерезой (Caragana frutex Koch.)*

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Район нахождения: Восточная Украина
	Homoptera		
	Membracidae		
1	Gargara genistae F.	+	+
	Cicadellidae		
2	Selenocephalus griseus F.	—	+
	Eupterygidae		
3	Empoasca sp. n. (Новый вид установлен Г. М. Развязкиной	+	—
4	Zygina parvula Boh.	—	+
	Psyllidae		
5	Psylla sp. n. (Новый вид установлен Н. С. Андриановой)	+	—
6	Psyllidarum gen.? sp.? (Отмечен в Приуралье)	+	—
7	Psyllidarum gen.? sp.?	—	+
	Aphididae		
8	Therioaphis sp. n. (Новый вид установлен Е. Е. Айзенбергом; отмечен также в Приуралье)	+	+
9	Acyrthosiphon caraganae Cholodk.	—	+
10	Aphis medicaginis Koch. (Отмечен также в Приуралье)	—	+
	Pseudococcidae		
11	Phenacoccus aceris (Geoffr.)	—	—
	Lecaniidae		
12	Eulecanium ? coryli (L.) (Отмечен также в Приуралье)	+	—
	Diaspidiidae		
13	Diaspidiotus leguminosum (Arch.)	—	—
14	Rhizaspidiotus caraganae Kir.	—	—
	Heteroptera		
	Miridae		
15	Allorhinocoris flavus Saheb.	—	+
16	Adelphocoris lineolatus Goeze	+	+
17	Lygus pratensis L.	+	—
18	Camptobrochis punctulatus (Fall.)	+	—
19	Capsodes gothicus L.	—	+
20	Atractotomus nigritarsis Jak.	+	—
21	Plagiognathus albipennis Fall.	+	—
22	Plagiognathinarum gen. n., sp. n. (Род и вид установлен А. Н. Кириченко)	+	—
	Tingitidae		
23	Physatochila dumetorum H. S.	—	+
	Coreidae		
24	Stictopleurus nysioides Reut.	+	—
	Pentatomidae		
25	Carpocoris fuscispinus Boh.	+	—
26	Dolycoris baccarum L.	+	—
27	Piezodorus lituratus F.	+	—
	Coptosomatidae		
28	Coptosoma scutellatum Geoffr.	—	+
	Coleoptera		
	Buprestidae		
29	Sphenoptera cuprina Motsch (Отмечен в Приуралье)	—	—
30	Agrilus tamarinae Step. sp. n. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Melyridae		
31	Psilothrix femoralis Mon.	+	—
32	Dolichosoma ? lineare Rossi	+	—
	Anthicidae		
33	Notoxus sp.	+	—
	Meloidae		
34	Mylabris bivulnera Pall.	+	—
	Chrysomelidae		
35	Labidostomis lucida Germ.	+	—
36	Clytra laeviuscula Ratz.	—	+

* При составлении данного списка использованы собственные данные по Алтайскому краю, материалы С. И. Медведева — по Восточной Украине, Д. М. Штейнберга (1950, 1952) и Е. Ф. Мартыновой (1952) — по Приуралью (Западный Казахстан). Кроме того, список дополнен литературными сведениями.

№ п/п	Название насекомых	Район нахождения: Алтайский край	Восточная Украина
37	Cryptocephalus laevicollis Gebl.	+	+
38	C. flavipes F.	—	+
39	Pachybrachis probus Wse	+	+
40	Galeruca pomonae Scop.	+	—
	Bruchidae		
41	Kytorrhynus quadriplagiatus Mtsch. (Отмечен также в Приуралье)	—	+
	Curculionidae		
42	Otiorrhynchus ligustici L. (Отмечен в Приуралье)	—	—
43	Phyllobius oblongus L.	—	+
44	Ph. viridiaeris Laich.	+	—
45	Ph. brevis Gyll.	+	—
46	Sitona crinitus Hbst.	+	—
47	Tychius venustus F. (Отмечен также в Приуралье)	+	+
48	Apion elongatulum Desbr.	—	+
	Hymenoptera		
	Chalcididae		
49	Eurytoma caraganae Nik. (Отмечен также в Приуралье)	+	+
	Diptera		
	Itonididae		
50	Itonididarum gen.? sp.? (Образует галлы на листьях; отмечен в Приуралье)	+	—
51	Itonididarum gen.? sp.? (Образует крупные галлы на вершинах побегов)	+	—
52	Itonididarum gen.? sp.? (Образует мелкие галлы на вершинах побегов; отмечен в Приуралье)	—	—
	Agromyzidae		
53	Liriomyza (Phytoliriomyza) perpusilla Meig. (Связь с березой точно не установлена)	+	—
54	Agromyzidarum gen.? sp.? (Минирует листья; отмечен в Приуралье)	+	—
55	Agromyzidarum gen.? sp.? (Минирует побеги; отмечен в Приуралье)	—	—
	Lepidoptera		
	Psychidae		
56	Psyche viciella Schiff. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Tortricidae		
57	Tortrix praeclarana Kenn. (Отмечен также в Приуралье)	+	—
58	Cocoecia rosana L. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Eupistidae		
59	Coleophora astragalella Z. (Отмечен в Приуралье)	—	—
60	Coleophora sp. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Gelechiidae		
61	Anarsia lineatella Z. (Отмечен в Приуралье)	—	—
62	Epithectis (Brachmia) nigricoctella Strg. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Pyralididae		
63	Etiella zinckenella Tr.	—	+
64	Salebria marmorata Alph. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Pieridae		
65	Colias croceus Fourc.	—	+
	Lycaenidae		
66	Thecla rhymnus Ev. (Отмечен также в Приуралье)	—	+
	Geometridae		
67	Biston zonaria Schiff. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Lasiocampidae		
68	Eriogaster neogena F. W. (Отмечен в Приуралье)	—	—
69	Lasiocampa eversmanni Ev.	—	—
	Liparidae		
70	Orgyia ericae Germ. (Отмечен также в Приуралье)	+	—
71	Olene fascelina L. (Отмечен в Приуралье)	—	—
72	Agrotis polygena F. (Отмечен в Приуралье)	—	—
73	Mamestra thalassina Rott. (Отмечен в Приуралье)	—	—
	Arctidae		
74	Rhyparia purpurata L. (Отмечен в Приуралье)	—	—

ской области отмечены Euxoa basigramma Strg. и Orgyia dubia Tauscher. Подобные факты не единичны и, как показывают исследования (К. В. Арнольди, 1952), являются закономерными в процессе развития фауны степных насаждений.

Наконец, важно отметить, что в степных и особенно в засушливых районах как по своей численности, так и по хозяйственному значению ведущее место занимают стволовые вредители акации (златки и усачи). Большинство из них, благодаря своим экологическим особенностям (златки — выходцы из фауны степных кустарников, усачи — виды, заселяющие разреженные леса и кустарниковые заросли), размножается в посадках в большом количестве. Поэтому стволовые вредители в засушливых районах в отличие от Алтайского края имеют важное хозяйственное значение. Они не только снижают жизненность кустарника, но могут приводить насаждения к гибели.

Открытоживущие обитатели кроны во взрослых насаждениях имеют в подавляющем большинстве невысокую численность, хотя некоторые виды размножаются в массе и вредят (Aphis medicaginis Koch., Salebria marmorata Alph., в более увлажненных районах еще Otiorrhynchus ligustici L., Empoasca sp. n.). Именно в силу низкой численности подавляющего большинства открытоживущих видов желтая акация нередко производит впечатление «чистого» кустарника, почти лишенного обитателей. Может быть, на основании этого среди практиков-лесоводов укрепилось мнение, что на желтой акации почти нет насекомых. Мнение это, как видно из приведенных материалов, не соответствует действительности и при своей распространенности мешает замечать и правильно оценивать тот вред, который наносят акации насекомые, и в первую очередь скрытые стволовые вредители. Нередко усыхание посадок желтой акации, происшедшее в результате деятельности насекомых, ошибочно относится за счет других факторов, например почвенных, что, разумеется, не способствует делу создания искусственных насаждений.

Литература

Арнольди К. В., 1952. К выяснению зональных закономерностей образования новых группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3.

Бей-Биенко Г. Я., 1924. Материалы к биологии непарного шелкопряда (Lymathria dispar L.) на Алтае, Тр. Сибирск. с.-х. академии, т. III.

Егоров Н. Н., 1950. Вредители семян желтой акации в Алтайском крае, Лесн. хоз-во, № 6.

Ликвентов А. В., 1949. Длительные концентрации вредителей в лесных полезащитных полосах, Лесн. хоз-во, № 7.

Мартынова Е. Ф., 1952. Особенности фауны чешуекрылых южного Приуралья и их значение для степного лесоразведения, Тр. ЗИН АН СССР, т. XI.

Медведев С. И., Божко М. П. и Шапиро Д. С., 1951. О происхождении и формировании энтомофауны полезащитных полос в степной зоне УССР, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4.

Смирнов Е. С. и Келейникова С. И., 1950. Изменение жизненности и наследование приобретенных признаков у Neomyzus circumflexus Buckt. (Aphididae), Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1.

Степанов В. Н., 1952. Новый вид златки, вредящей посадкам желтой акации в полезащитных полосах Сталинградской области, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 2.

Тамарина Н. А., 1950. О биологии нового вида златка Agrilus, вредящей насаждениям желтой акации, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6.

Штейнберг Д. М., 1950. Массовые виды насекомых и грызунов как возможные вредители лесных полезащитных полос в Приуралье, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1.— 1952. Основные черты распределения дендрофильных насекомых в пойме р. Урал в связи с возможностью заселения ими лесных полезащитных полос, Тр. ЗИН АН СССР, т. XI.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ НАДКРЫЛИЙ И СУБЭЛИТРАЛЬНОЙ ПОЛОСТИ У СТЕПНЫХ И ПУСТЫННЫХ ЧЕРНОТЕЛОК (TENEBRIONIDAE)

Ю. Б. ДИЗЕР

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

Защита от высыхания является одной из функций надкрылий жуков. Показательно в этом отношении сравнение степени развития надкрылий у жуков, обитающих в различных условиях влажности. При этом имеет значение не только влажность воздуха, но и наличие источников поступления влаги в организм. У жуков, живущих во влажной среде или питающихся богатой водой пищей, нет необходимости в сильном развитии надкрылий и приспособлении их к защитной функции. Кратконадкрылые жуки (Staphylinidae) могут служить подтверждением этого (Гиляров, 1949). Их обычными местами обитания являются различные разлагающиеся органические остатки, мох, лесная подстилка, грибы и т. д. Надкрылья Staphylinidae укороченные, прикрывающие только первые два тергита брюшка.

В противоположность им у жуков, обитающих в условиях крайнего дефицита влаги (небольшая атмосферная влажность, пища, бедная водой), надкрылья приобретают функцию защиты от высыхания (Гиляров, 1949). Наивысшей степенью изменения надкрылий в этом направлении является срастание их друг с другом, плотное соединение со стернитами брюшка (сопровождаемое утратой второй пары крыльев и образованием субэлитральной полости как преддверья трахейной системы), наблюдаемое у пустынных чернотелок (Tenebrionidae).

Между этими крайними случаями можно проследить ряд переходных. Надкрылья, заходящие за конец брюшка, прикрывающие все стигмы, уже значительно уменьшают потерю влаги через трахейную систему. Их защитная функция усиливается с приобретением специальных приспособлений для плотного соединения надкрылий между собой и со стернитами брюшка. Гебердей (Heberdey, 1937) приводит большой сравнительно-морфологический материал по такого рода приспособлениям в различных семействах жуков. Экологически различающиеся формы в пределах одного семейства могут иметь различную степень развития защитной функции надкрылий. Ярким примером в этом отношении являются чернотелки (Tenebrionidae). Лесные формы — обитатели древесины, грибов и т. д. — сохранили способность к полету. В состоянии покоя их надкрылья плотно соединяются со стернитами брюшка. У таких чернотелок, как и у большинства жуков, основная функция надкрылий — механическая защита. У некоторых степных и пустынных чернотелок, ведущих постоянно открытый образ жизни или проводящих большую часть суток под различными укрытиями, сохраняются крылья, реже — и способность к полету (Pedinus, Opatrum, Anemia). Чаще же степные и пустынные чернотелки утрачивают вторую пару крыльев, надкрылья их срастаются, образуя дыхательную субэлитральную полость. Это в большинстве случаев крупные

чернотелки: Blaps, Sympiezocnemis, Trigonoscelis, Sternodes, Pimelia и др.,— прячущиеся в жаркое время дня в норы грызунов или другие укрытия.

В условиях большого дефицита и резкого колебания влажности наличие субэлитральной полости, очевидно, снижает потерю влаги при дыхании. В этой полости создается постоянная влажность, близкая к насыщению. Повышенное содержание водяных паров в воздухе субэлитральной полости уменьшает отдачу воды через трахейную систему; наличие же относительно небольшого пространства сообщения полости с атмосферой (узкая щель между накрыльями и стернитами брюшка на уровне двух последних сегментов) уменьшает отдачу влаги во внешнюю среду.

Это приспособление к перенесению неблагоприятных условий влажности наблюдается у жуков различных семейств, представляющих особую экологическую форму. Примерами, кроме чернотелок, могут служить представители степной фауны — Zabrus blapoides (Carabidae), Liparus tenebrioides (Curculionidae), Timarcha tenebriocosa (Chrysomelidae), виды рода Dorcadion (Cerambycidae).

Для экспериментальной проверки роли надкрылий и субэлитральной полости были проведены опыты по определению изменений размеров потери влаги жуками после вскрытия дыхательной полости.

Материал и методика

Для опытов были взяты некоторые представители пустынных и степных чернотелок. Пустынные чернотелки — Blaps motshulskiana, Sympiezocnemis gigantea, Sternodes caspicus, Cyphogenia gibba, Ocnera menetriesi — были привезены из Туркмении зимой 1952 г. и летом 1953 г. и содержались в лабораторных условиях. Их пищу составляли проросшее зерно, хлеб, различные травянистые растения. Жуки Pedinus femoralis были привезены из Ростовской, Tentyria nomas — из Сталинградской области.

Поглотителем выдыхаемой влаги служил хлористый кальций. Прибор собирали по схеме, приводимой Пальменом и Суомалайненом (Palmén, Suomalainen, 1945). В качестве поглотительного аппарата для учета выдыхаемой влаги использовали несколько измененный аппарат Прэгля (Коршун и Гельман, 1947). Ток воздуха регулировался скоростью тока воды в аспираторе и составлял 1 л в час. До включения в схему поглотительного аппарата через камеру с жуками пропускали в течение 30 мин. сухой воздух (1 л). Поглотительный аппарат взвешивали на аналитических весах до и после опыта. Каждый отдельный опыт длился 3 часа. Хлористый кальций из трубок-осушителей и поглотительного аппарата после пяти-шести опытов прокаливали, трубки промывали и тщательно просушивали. Температура во время проведения опыта контролировалась. Расчет потери влаги сделан на 1 г живого веса в 1 час. Для каждого вида жуков было поставлено две серии опытов, каждая в 10—12 повторностях: первая серия включала неоперированных жуков, вторая — жуков с удаленной частью надкрылья. Количество жуков, использованных в каждом отдельном опыте, приводится в таблице. Чтобы избежать ошибки, которую вносит выступающая при надрезе надкрылья гемолимфа, жуков включали в опыт на 2-й день после операции, после тщательной проверки краев надреза. Обычно гемолимфа подсыхала уже через 2—3 часа после операции.

Результаты опытов

В таблице приводятся статистически обработанные данные свыше 150 опытов, проведенных на семи объектах.

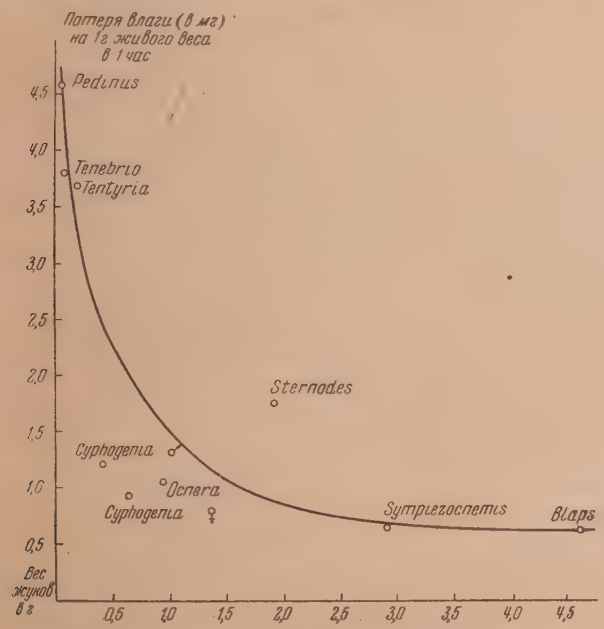
Во всех случаях при вскрытии субэлитральной полости значительно повышалась отдача воды. Особенно велико это повышение у пустынных чернотелок — Ocnera menetriesi, Sternodes caspicus, Sympiezocnemis gigantea и степного вида Tentyria nomas. Эти формы имеют хорошо изолированную полость, твердые толстые надкрылья, тонкие и мягкие тергиты брюшка.

После вскрытия полости жуки в большинстве случаев быстро погибали от высыхания. У Cyphogenia по сравнению с предыдущими видами отдача воды после вскрытия полости изменяется меньше. Надкрылья у них тонкие, легко продавливающиеся. Жуки Cyphogenia после вскрытия полости живут свыше 3 месяцев. Примерно через месяц у них на мягких и прозрачных тергитах брюшка появляются многочисленные мельчайшие

Результаты опытов по определению изменения размеров потери влаги жуками после вскрытия субэлитральной полости

Вид	Потеря влаги в мг на 1 г живого веса в 1 час		Повышение потери влаги после операции (в %) $(M_2 - M_1)$	Статистическая достоверность результатов $\left(\frac{M_2 - M_1}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}\right)$	Средний вес 1 жука в г	Средняя т-ра опытов в °С	Колич. жуков в каждом опыте
	неоперированные жуки $(M_1 \pm m_1)$	жуки с удаленной частью надкрылья $(M_2 \pm m_2)$					
Sympiezocnemis gigantea ♀♂	0,657±0,06	1,321±0,18	100,7	3,1	2,9	20,3	1
Sternodes caspicus ♀♂	1,745±0,21	3,330±0,46	90,8	3,2	1,9	22,7	1
Ocnera menetriesi ♀♂ .	1,080±0,10	4,648±1,00	330,0	3,7	0,93	21,3	1
Cyphogenia gibba ♀♀ .	0,948±0,03	1,696±0,08	78,9	9,4	0,64	23,3	2—4
Cyphogenia gibba ♂♂ .	1,233±0,09	1,913±0,2	55,2	3,1	0,38	22,7	2—4
Tentyria nomas ♀♂ . .	3,706±0,50	9,770±0,85	163,6	7,2	0,19	20,3	1—2
Pedinus femoralis ♂ . .	4,587±0,32	6,705±0,55	45,9	3,3	0,04	20,5	10

темные крапинки, которые растут, сливаются друг с другом и образуют (к концу 2-го месяца) сплошное пятно хитина, закрывающее вырез в надкрылии. Степной вид Pedinus femoralis показывает наименьшее уве-



Зависимость между массой тела жука и расходом влаги

личение отдачи воды. У этого вида есть вторая пара крыльев, но утрачена способность к полету, и надкрылья несут функцию защиты от высыхания.

Кроме опытов, данные по которым приведены в таблице, были проведены аналогичные серии с Tenebrio molitor — обитателем хранилищ различных зернопродуктов. Этот вид экологически отличается от всех предыдущих, поэтому не включен в общую таблицу. Удаление части надкрылья у этого вида приводит к увеличению потери воды на 42%, что

также указывает на защитную (от высыхания) функцию надкрылий у вида, сохранившего вторую пару крыльев, но не летающего.

Попутно проведенное сравнение интенсивности отдачи воды различными видами жуков показывает, что существует обратная зависимость между весом жуков и количеством расходуемой влаги (см. рисунок), связанная, очевидно, с различной интенсивностью обмена веществ.

В график, кроме видов, приводимых в таблице, включены Blaps motshulskiana (средний вес жука — 4,57 г, потеря влаги на 1 г живого веса в 1 час — 0,604 ± 0,05 мг) и Tenebrio molitor (средний вес жука — 0,07 г, потеря влаги на 1 г живого веса в 1 час — 3,872 ± 0,37 мг). Данные по Blaps не использованы в таблице из-за недостаточной статистической достоверности результатов второй серии опытов (с удалением части надкрылий) вследствие малого количества имевшихся в распоряжении жуков.

Заключение

Опыты, проведенные для выяснения роли надкрылий и субэлитральной полости у степных и пустынных чернотелок, с достаточной статистической достоверностью показали следующее: в условиях крайнего дефицита влаги и резких колебаний атмосферной влажности срастание надкрылий и образование субэлитральной полости является морфо-физиологическим приспособлением, снижающим расход влаги организмом. Наряду с другими морфо-физиологическими и экологическими приспособлениями, оно делает возможным обитание чернотелок в наиболее засушливых районах Центральной Азии и Африки.

Литература

Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Коршун М. О. и Гельман Н. Э., 1947. Аппаратура для количественного элементарного микроанализа, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Heberdey R. F., 1937. Beitrage zum Bau des Subelytralraumes und zur Atmung der Coleopteren, Zschr. f. Morphol., Bd. 33.

Palmén E., Suomalainen H., 1945. Experimentelle Untersuchungen über die Transpiration bei einigen Arthropoden, insbesondere Käfern, Ann. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo, 11, Nr. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ЗАВИСИМОСТЬ ПЕРИОДИЧНОСТИ ЛЁТНЫХ ЛЕТ ВОСТОЧНОГО МАЙСКОГО ХРУЩА ОТ ДИНАМИКИ ЕГО ЧИСЛЕННОСТИ

В. М. БЕРЕЗИНА

Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений

Причиной периодичности лётных лет майского хруща интересовались многие исследователи. Первая попытка объяснить ее принадлежит В. Огиевскому, высказавшему в 1908 г. гипотезу о том, что периодичность массового лёта жуков связана с каннибализмом, выражающимся в поедании личинками старшего возраста личинок более молодых. Эта гипотеза была в свое время опровергнута рядом авторов. Вместо нее выдвинуто предположение о периодическом резком снижении количества особей того или иного колена[1] хруща под влиянием неблагоприятных метеорологических условий в период дополнительного питания жуков или же в период зимовки личинок, в связи с чем непострадавшее колено оказывалось наибольшим по численности особей.

Существует также мнение о том, что в процессе развития хруща в пределах одной генерации происходит постепенное снижение его численности — «естественный отпад» особей, связанный с различными абиотическими и биотическими факторами. На основании естественного отпада личинок в природе и, кроме того, в связи с различной устойчивостью древесных культур к повреждению хрущом в различных почвах в современных производственных инструкциях бывш. Министерства лесного хозяйства СССР (изд. 1953 г.) указываются допустимые при посадке культур максимумы зараженности почвы дифференцированно, по возрастам личинок (чем моложе, тем выше максимум) и по типам почв.

Неясность причин периодичности лётных лет и ее зависимости от динамики численности личинок в процессе развития побудили нас проанализировать материал четырех летних раскопок на одной и той же территории Савальской лесной дачи Савальского лесхоза (Балашовской области) на площади около 3000 га[2].

Начав раскопки в 1950 г., мы смогли охватить колена хруща, начиная с отродившихся в 1947 г., проследить часть цикла развития потомства жуков лёта 1948 и лёта 1949 гг. и почти полный цикл колена рождения 1950 г. Кроме того, материал по младшим возрастам был пополнен данными по дочерним поколениям жуков лёта 1951 и лёта 1952 гг. Попарное (двух смежных возрастов) сопоставление количественных показателей зараженности почвы хрущом по мере развития с последующим пересчетом этих данных в процентные соотношения по возрастам позволило установить некоторые закономерности в изменениях численности и их зависимость от типа почв и характера растительного покрова в пределах хотя бы грубой дифференциации стаций (табл. 1 и 2).

[1] Под термином «колено» подразумевается совокупность особей, имеющих одни и те же лётные годы.

[2] Раскопки производились с начала июня до начала августа. Всего было сделано около 3000 пробных ям; из них в 1951 г.— 1700, в остальные годы по 400—450, причем ежегодно в одних и тех же стациях. Размер пробных ям — 1 × 1 × 0,6 м.

Таблица 1

Средняя плотность заражения различных почв хрущом по мере его развития

Годы отрождения хрущей	Песок				Супесь				Суглинок			
	Яйца	Личинки возраста			Яйца	Личинки возраста			Яйца	Личинки возраста		
		I	II	III		I	II	III		I	II	III
1947	—	—	—	3,0	—	—	—	1,3	—	—	—	0,3
1948	—	—	5,0	1,2	—	—	10,5	5,4	—	—	7,9	6,8
1949	—	5,8	0,9	0,3	—	5,5	6,3	6,7	—	1,7	4,0	8,8
1950	—	0,1	—	—	—	5,6	2,1	3,8	—	2,6	0,9	1,4
1951	—	—	—	—	0,9	0,3	0,5	—	2,3	0,5	0,6	-
1952	7,5	0,6	—	—	11,3	8,2	—	—	26,9	8,6	—	—
1953	29,8	—	—	—	32,2	—	—	—	37,8	—	—	-
%*	100	8,0	1,2	0,3	100	69,0	54,0	45,0	100	31,0	36,0	48,0

* В таблицах 1 и 2 указан процент выживаемости.

Материалы этих исследований показывают (табл. 1), что в песчаной и супесчаной почве наблюдается постепенное, по мере развития хруща, снижение количества особей, причем процесс этот значительно ярче выражается на песках, чем на супесях. В суглинках же процент личинок II возраста оказывается больше, чем I возраста, а III возраста больше, чем II возраста.

Таблица 2

Средняя зараженность почвы хрущом по мере его развития в условиях различного растительного покрова

Годы отрождения хрущей	Не затененные пологом леса площади				Березняки				Дубняки				Сосняки			
	Яйца	Личинки возраста			Яйца	Личинки возраста			Яйца	Личинки возраста			Яйца	Личинки возраста		
		I	II	III		I	II	III		I	II	III		I	II	III
1947	—	—	—	0,6	—	—	—	1,0	—	—	—	0,1	—	—	—	0,6
1948	—	—	4,0	5,0	—	—	6,0	5,0	—	—	3,0	4,0	—	—	9,0	7,0
1949	—	1,5	2,9	3,0	—	5,0	4,0	4,2	—	2,0	3,6	7,1	—	8,9	9,3	11,6
1950	—	0,9	2,0	1,6	—	2,5	0,8	0,9	—	3,1	1,6	3,6	—	1,4	1,4	3,3
1951	1,0	0,8	0,4	—	1,0	0,6	0,7	—	2,4	0,4	3,0	—	0,6	0,6	0,2	—
1952	19,4	1,0	—	—	19,1	9,6	—	—	17,4	11,5	—	—	10,8	4,6	—	—
1953	13,6	—	—	—	44,2	—	—	—	68,2	—	—	—	86,2	—	—	—
%	100	9,0	15,0	16,0	100	51,0	36,0	33,0	100	60,0	89,0	147	100	45,0	45,0	50,0

В березняках (табл. 2) численность хруща последовательно убывает. В сосняках, после снижения при переходе из фазы яйца в фазу личинки, процент личинок I и II возрастов остается одинаковым, при переходе же их в III возраст — несколько увеличивается. В не затененных пологом леса почвах и в дубняках плотность заражения личинками I возраста

также значительно ниже, чем яйцами, но во II и особенно в III возрасте личинок она резко увеличивается и в дубняках становится почти в полтора раза выше, чем зараженность яйцами, из которых они при 4-летней генерации (в лесостепной зоне) должны были бы выйти.

Известно, что при 5-летней генерации хруща в северных районах ареала его распространения задержка в развитии личинок происходит за счет увеличения периода III возраста, в котором они зимуют дважды. Аналогичное явление отмечено в ряде работ З. С. Головянко и для лесостепной зоны при условии заселения хрущом почв, сильно затененных сомкнутым пологом леса. Присоединением личинок III возраста, отставших в развитии (т. е. не окуклившихся), к личинкам того же возраста, но недавно перелинявшим со II возраста, и объясняется кажущееся нарастание численности последних. Но такое увеличение процента личинок наблюдается, как мы уже говорили не только в III возрасте, но и во II, а, возможно, даже и в I возрасте их. Таким образом, выясняется, что изменение численности различных колен хруща может происходить не только в связи с отмиранием особей, но и путем расщепления состава колен за счет задержки в развитии, в результате чего количество представителей одного колена убывает, другого, следующего за ним,— увеличивается.

К числу причин, вызывающих расщепление колен, в первую очередь, конечно, относятся температурные условия, о чем мы уже упоминали ранее. Не меньшее значение имеет влажность почвы. Так, выход личинок из яиц возможен только при набухании последних. Интенсивность же набухания яиц зависит от количества почвенной влаги: чем меньше ее, тем медленнее набухают яйца, тем позже выходят из них личинки. Кроме того, личинки, обитающие в условиях открытых почв лесостепной зоны, в период высоких летних температур и низкой влажности почвы покидают верхние, богатые корнями слои и делают перерыв в питании, чем также задерживается их развитие.

Существенным фактором, влияющим на быстроту развития хруща, является и тип почвы, не только служащей механической средой его обитания, но и участвующей во внутренних, физиологических процессах его организма. Опыты воспитания личинок в различных почвах показали, что в чистом, лишенном гумуса песке личинки даже при наличии корма (корней) развиваются плохо и в массе гибнут. В супеси их развитие протекает нормально, и отпада почти не наблюдается. В суглинке гибель личинок невелика, но развитие их происходит замедленными темпами. Сопоставление этих данных с изменениями численности хруща в соответствующих почвах (табл. 1) делает понятной разницу в характере изменений.

Большая роль в интенсивности развития хруща, а следовательно, и в расщеплении колен принадлежит также и составу пищи личинок. Периодические взвешивания личинок из природы в 1951 г. показали [3], что наиболее быстро они развиваются (при отсутствии травяного покрова) в березняках, медленнее — в сосняках (того же возраста), еще медленнее — в дубняках. В лабораторных же опытах (1951—1952 гг.), т. е. при одинаковых температурах, наиболее быстрое развитие их наблюдалось при питании корнями сосны, несколько замедленное — при питании корнями березы, самое медленное — при питании корнями дуба. Несоответствие результатов полевых и лабораторных исследований по влиянию питания личинок корнями сосны и березы объясняется различием температур, более высоких в березняках, пониженных — в сосняках. Температурные же условия дубняков занимают среднее место, хотя в летний период приближаются к условиям сосняков. Из этого следует, что задержка в развитии хруща в сосняках объясняется не качеством корма,

---

[3] Более подробное изложение материалов по исследованию влияния почвы и состава пищи на майского хруща см. В. М. Березина, 1954.

а пониженными температурами. В дубняках же имеют отрицательное значение оба фактора.

Сопоставляя эти данные с изменениями численности хруща по возрастам в насаждениях различных пород (табл. 2), мы видим, что при отсутствии причин, значительно тормозящих развитие личинок (в березняках), происходит постепенное снижение плотности заражения по мере развития хруща. При сочетании низких температур, задерживающих развитие личинок, с благоприятными для них условиями питания (в сосняках) наблюдается относительное постоянство их количества, несколько увеличивающееся лишь в III возрасте. В условиях же неполноценного корма и заниженных температур (в дубняках) имеет место сильное нарастание численности в связи с пополнением последующего колена за счет расщепления предыдущих. Но здесь мы должны несколько оговориться. Дело в том, что в последующих (1953 г.) опытах питание личинок корнями дуба в лабораторных условиях дало более высокие показатели, чем питание корнями березы, питание же корнями сосны обеспечило, как и в предыдущие годы (1951 и 1952 гг.), наиболее быстрый рост личинок. Возможно, что снижение кормовых качеств корней дуба в 1951 и 1952 гг. было вызвано сплошным объеданием листвы непарным шелкопрядом в 1950 г. и гибелью молодой листвы от весеннего заморозка в 1952 г. Судя же по результатам ряда опытов, проведенных с личинками как майского, так и других видов хрущей на расширенном ассортименте пород, соотношение биохимических компонентов в корнях играет определенную роль в развитии личинок.

Будучи размещены по стациям в зависимости от температур в период яйцекладки материнского поколения (Березина, 1953), личинки остаются в них в течение всего цикла развития, подвергаясь воздействию комплекса факторов, из которых более или менее стабильным является только тип почвы. Микроклимат же и биохимический состав корней, как величины динамичные, в одних случаях ускоряют, в других замедляют темпы развития хруща, вызывая ту или иную степень расщепления и пополнения колен.

Далее, вполне законно возникает вопрос о том, почему внешние условия обитания личинок действуют тормозяще только на часть их, а не на всю популяцию. Совершенно ясно, что влиянию внешних факторов подвергаются все личинки, находящиеся в почве, но реакция их на это влияние различна в связи с тем, что качество яиц, из которых они вышли, было разным и зависело от тех условий, в которых развивалось и дополнительно питалось материнское поколение, отложившее их.

2-летние (1952 и 1953 гг.) опыты лабораторного воспитания жуков, взятых из различных пород, показали, что только при условии полноценного питания и в личиночной, и в имагинальной фазах достигаются высокая плодовитость и высокая жизнеспособность потомства. Неблагоприятными же условиями существования хотя бы одной из фаз — независимо от того, какой именно,— обусловливаются и низкая плодовитость особей (вплоть до полного бесплодия), и слабая жизнеспособность их потомства.

К числу древесных пород, повышающих плодовитость жуков и жизнеспособность их потомства через личиночное питание материнского поколения, в лесостепной зоне относится в первую очередь сосна. Несколько уступает ей в этом отношении береза. Из других же исследованных нами пород — дуб (может быть, только в отдельные годы), тополь бальзамический и особенно шелюга и желтая акация действуют отрицательно.

К числу древесных пород, благоприятно действующих на хруща через дополнительное питание жуков материнского поколения, в той же зоне относится в первую очередь дуб летней формы, несколько уступают ему тополь бальзамический и шелюга. Отрицательные результаты вызывает питание на клене ясенелистном, липе мелколистной и березе бородавчатой.

Особого внимания заслуживают результаты питания жуков в Воронежской области на березе. В северных районах ареала распространения майского хруща это дерево является основной кормовой породой жуков. В лесостепной же зоне и, в частности, в Воронежской области оно оказывается непригодным для жуков, вызывая или бесплодие их (как это было в 1953 г.), или же низкую плодовитость и слабую жизнеспособность потомства.

Сопоставление многолетних фенологических данных в географическом разрезе и 4-летних данных по Воронежской области дает основание предполагать, что причина различного влияния дополнительного питания березой на хруща заключается в разной интенсивности процесса старения листвы в отдельных зонах и различном в связи с этим биохимическом составе листвы в период массового питания жуков. Возможно, что имеет значение и географическая зональность биохимического состава листьев.

В пределах же одной географической зоны большая роль в этом отношении принадлежит условиям роста дерева и особенно метеорологическим факторам. Под влиянием последних соотношение фенофаз начала распускания листвы и массового питания жуков в различные годы может быть различным, в связи с чем в одни годы жуки питаются только что распустившейся листвой, в другие же они бывают вынуждены или питаться стареющей листвой, или переходить с одной породы на другую. Безусловное значение имеют и ранневесенние заморозки, омолаживающие листву и тем самым повышающие ее кормовые свойства для хруща, что отражается на плодовитости жуков и на жизнеспособности их потомства.

Жизнеспособности потомства хруща соответствует, как показали 3-летние исследования, и быстрота его развития. А чем больше в составе того или иного колена личинок, потенциально обладающих высокой интенсивностью развития, тем слабее должна быть выражена их реакция на неблагоприятные условия внешней среды, тем меньше должен быть и процент отщепления их от своего колена. Помимо этого, при систематическом пополнении такого колена отстающими в развитии личинками предыдущих, более слабых колен, особенно в условиях, действующих только на быстроту роста, но не отражающихся на качественной стороне их состояния (например, в сосняках), численность его еще более повышается, и оно в конце концов становится массовым.

Таким образом, сочетанием благоприятных во всех отношениях условий или хотя бы значительным преобладанием их в местах развития основной массы личинок, наравне с природной, полученной от материнского поколения способностью к быстрому развитию, при наличии расщеплений в составе предыдущих колен и объясняется резкое увеличение численности одного из колен. Но такие сочетания бывают в природе, очевидно, редко, а продолжительность генерации хруща велика, в результате чего в последующие годы начинается уже отставание в развитии части особей массового (лётного) колена и за счет этого — постепенное увеличение колена послелётного, которое в дальнейшем может стать лётным, т. е. наиболее многочисленным, бывшее же массовым — предлётным. С такой точки зрения становится понятным, почему лётному году хруща всегда сопутствуют предлётный или послелётный годы, т. е. годы, когда жуков летает хотя и много, но меньше, чем в лётный год. Два же остальных года обычно отличаются низкой численностью жуков. Но «равновесие» это непостоянно, о чем свидетельствуют сдвиги лётных лет, обнаруживаемые при анализе многолетних данных по одним и тем же географическим точкам.

На фоне всего вышеизложенного остается все же неясным вопрос о том, почему майский и некоторые другие виды хрущей имеют ярко выраженную периодичность лётных лет, а у многих видов она отсутствует. Думается, что причина последнего кроется в узкой локализации условий стациального размещения представителей таких видов, ограничивающей

возможности сильных отклонений в сроках развития. Наиболее ярким примером в этом отношении является мраморный хрущ. Продолжительность его развития в северных и южных районах ареала распространения различна, что свидетельствует о наличии реакции на температурные условия. Но, будучи приуроченным в своем микростациальном размещении только к открытым песчаным почвам с более или менее однообразным составом растительного покрова, мраморный хрущ если и может иметь в пределах одной зоны отклонения в сроках развития, то только связанные главным образом с метеорологическими условиями, действующими одновременно на всю популяцию. Безусловную роль играет и относительное однообразие корма в период дополнительного питания данного вида.

Майский же хрущ, как вид, обладающий неизмеримо большей экологической пластичностью и заселяющий многочисленные по разнообразию условий стации, являющийся не только в личиночной, но и в имагинальной фазе ярко выраженным полифагом, подвергается воздействию большого ассортимента комплексов факторов внешней среды, в одних случаях ускоряющих, в других — тормозящих его развитие. Следствием этого являются более или менее интенсивные расщепления одних колен, пополнение за их счет других, соответствующая 4—5-летней генерации периодичность лётных лет и сдвиги последних.

Вопрос о динамике численности хруща по мере его развития имеет прямое отношение и к вопросу об установлении допустимого при посадке культур максимума зараженности почвы личинками различного возраста. До сего времени такие нормы определялись чисто эмпирически, на что в свое время указывал А. В. Яцентковский (1938); только в последнем (1953 г.) издании «Руководящих указаний по лесозащите» бывш. Министерства лесного хозяйства в примечании на стр. 103 сделана оговорка о том, что в рекомендуемые нормы зараженности разрешается вносить поправки, исходя из местного опыта.

В качестве результатов одного из «местных опытов» нами приведены изложенные выше данные по Воронежской области, показывающие, что помимо дифференцированного по стациям и возрастам личинок отпада хруща наблюдается также пополнение одних колен за счет других и что такое пополнение в ряде случаев характеризуется даже более высокими показателями, чем «естественный отпад» личинок.

Совершенно очевидным является и то, что процессы колебания численности отдельных колен хруща протекают различно в различных климатических зонах. С этой точки зрения было бы целесообразным проведение аналогичных работ в иных географических точках, с иным характером размещения и кормового режима как майского, так и других видов хрущей.

Литература

Березина В. М., 1953. Закономерности размещения восточного майского хруща в лесостепной зоне, Энтомол. обозр., XXXIII.— 1954. Условия, способствующие и препятствующие образованию очагов майского хруща, Тр. ВИЗР, вып. VI.

Головянко З. С., 1951. Зависимость между степенью освещения лесной почвы и степенью зараженности ее личинками майского хруща, Гослесбумиздат.

Огиевский В., 1908. О лётных годах хруща. (Какую закономерность представляет чередование лётных годов хруща и чем она объясняется.), Тр. по лесн. опытн. делу, X.

Руководящие указания по лесозащите, 1953. Изд. Мин-ва лесн. хоз-ва СССР.

Яцентковский А. В., 1938. О вредных инструкциях по лесопатологическим исследованиям, В защиту леса, № 3.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

НАБЛЮДЕНИЯ НАД КОЛЬЧАТЫМ ШЕЛКОПРЯДОМ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ПОЛОСЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (1950—1952 гг.)

А. М. СОКОЛОВ

Пензенский сельскохозяйственный институт

В Тамбовской области массовое размножение кольчатого шелкопряда наблюдалось в 1950 г. В следующем, 1951 г. в связи с низкими температурами в мае и обильными осадками наблюдалась массовая гибель гусениц от бактериальных заболеваний.

В соседней, Пензенской области массовое размножение этого насекомого имело место на год позже, т. е. в 1951 г., а в 1952 г., также в связи с низкими летними температурами и обильными осадками (с мая по июль), наблюдалась массовая смертность гусениц от бактериозов. В юго-восточной части Пензенской области и в Саратовской области массовое размножение кольчатого шелкопряда было отмечено уже в 1952 г. Таким образом, «волна» массового размножения этого насекомого шла с северо-запада на юго-восток. В связи с массовой гибелью гусениц в июле 1952 г. в местечке Ахуны Пензенской области обнаруживались лишь единичные куколки и бабочки кольчатого шелкопряда и с большим трудом удавалось обнаружить свежую кладку яиц.

Фактором, лимитирующим численность кольчатого шелкопряда в указанные годы, являлись метеорологические условия периода с апреля по июль, в который проходит развитие активных стадий этого насекомого.

1952 г. характеризовался в Пензенском районе более высоким коэффициентом (отношение суммы осадков за апрель — июль к сумме среднесуточных температур за тот же период) весенне-летних метеорологических показателей (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика погодных условий Пензенского района

Годы	Σ температур / Σ осадков	Характеристика численности кольчатого шелкопряда
1949	0,13	Нарастание численности
1950	0,07	Массовая численность
1951	0,12	» »
1952	0,2	Массовая гибель гусениц

Я. В. Чугунин (1951) указывает на тот факт, что массовое размножение непарного шелкопряда на юге Европейской части СССР сопряжено с массовым размножением боярышницы и кольчатого шелкопряда.

В Тамбовской и Пензенской областях в годы массового размножения кольчатого шелкопряда численность боярышницы и непарного шелкопря-

да была в минимуме. Наоборот, в 1952 г. в поселке Ахуны Пензенской области в год снижения численности кольчатого шелкопряда наблюдалась повышенная численность непарного шелкопряда, а именно — от одной до нескольких бабочек и кладок яиц в комлевой части почти каждого дерева. В ряде садов области в этом году наблюдалась повышенная численность яблонной моли, а на защитной полосе тополя — ивового шелкопряда. Таким образом, указание Я. В. Чугунина о сопряженности массового появления различных вредителей листогрызущего комплекса в сочетании, приведенном этим автором, не подтвердилось в наших условиях.

Кольчатый шелкопряд относится к полифагам, но и у полифагов имеются излюбленные кормовые растения, которыми они более охотно питаются и при питании которыми у них успешнее протекает развитие. При обследовании в 1950 и 1951 гг. древесных насаждений Центрально-генетической лаборатории им. И. В. Мичурина (Мичуринский район Тамбовской области) отмечено, что гусеницы кольчатого шелкопряда в большом количестве встречались на яблоне и в меньшем — на груше, вишне и дубе. Соответственно сильнее повреждались этим вредителем листья яблони. Для выяснения влияния вида кормового растения на рост и развитие кольчатого шелкопряда в 1950 и в 1951 гг. нами в указанной лаборатории были поставлены опыты в садках, установленных в саду.

В 1950 г. гусеницы II возраста одного гнезда, собранные на яблоне, были помещены по 25 шт. в садки с ветвями яблони, груши, дуба и бузины.

Наиболее интенсивно гусеницы питались листьями яблони, хуже — груши и дуба и совсем не поедали листьев бузины. Соответственно этому интенсивнее всего гусеницы росли при питании листьями яблони; они быстрее развивались, из куколок вылетало большее количество бабочек, и эти бабочки были более крупных размеров (табл. 2).

Таблица 2

Развитие кольчатого шелкопряда в зависимости от вида кормового растения (1950 г.)

Показатели	Кормовое растение		
	яблоня	груша	дуб
Средний вес листьев, съеденных гусеницами за 1 сутки, в мг	110	45	21
Средняя длина гусениц перед окукливанием, в мм	48	38	36
Сроки окукливания	14.VII	21.VII	11.VII
Число отродившихся бабочек	16	27	11
Средний размер бабочек в мм:			
самки, длина тела	17	17	10
самцы, „ „	15	14	8
самки, в размахе крыльев	38	36	31
самцы, „ „	36	30	26

В опытах 1951 г. на таких растениях, как вяз, клен и тополь, гусеницы плохо питались, были мало активны, слабо росли и погибли через 1,5 месяца после их посадки в садки, а в садке с бузиной гусеницы погибли уже через месяц после посадки (табл. 3).

Гусеницы погибли полностью от бактериозов при питании листьями боярышника, рябины, вяза, клена, тополя, в меньшей степени отмирание гусениц имело место при питании их листьями яблони, груши и дуба.

Окукливание гусениц в 1951 г. в садках проходило в следущие сроки: при питании листьями яблони окукливание началось 6 и закончилось

Таблица 3

Развитие гусениц кольчатого шелкопряда в зависимости от вида кормового растения (1951 г.)

Кормовое растение	Дата учета	Колич. гусениц	Возраст	Средний вес гусениц в мг	Поведение
Яблоня	15.V	30	II	35	Питаются
	21.V	28	II и III	41	Линька
	1.VI	21	III	158	Интенсивно питаются
Груша	15.V	30	II	33	Питаются
	21.V	28	II и III	40	Линька
	1.VI	21	III	157	Интенсивно питаются
Рябина	15.V	30	II	30	Питаются
	21.V	24	II и III	50	Линька
	1.VI	22	III	163	Интенсивно питаются
Боярышник	15.V	30	II	40	
	21.V	29	II и III	41	Питаются
	1.VI	21	III	117	
Дуб	15.V	30	II	40	
	21.V	30	II и III	—	Питаются
	1.VI	16	III	60	Интенсивно питаются
Вяз	15.V	30	II	30	
	21.V	23	II	23	Почти не питаются
	1.VI	10	III	44	
Бузина	15.V	30	II	28	
	21.V	12	II	17	Не питаются
	1.VI	9	—	14	
	10.VI	—	—	—	Отмерли

15 июля, при питании листьями груши соответственно 6 и 21 июля и листьями дуба — 8 и 27 июля.

24 июля вылетело бабочек из куколок при питании листьями яблони 16, листьями груши — 11 и листьями дуба — 11 (из 30 гусениц II возраста, посаженных в садок).

Таблица 4

Размеры имаго кольчатого шелкопряда в зависимости от питания гусениц разными видами растений (1951 г.)

Кормовое растение	Средние размеры бабочек в мм			
	длина тела		в размахе крыльев	
	самок	самцов	самок	самцов
Яблоня	17	15	37	33
Груша	17	14	36	30
Дуб	10	8	31	26

Наиболее крупные размеры бабочки имели при питании гусениц листьями яблони и груши и меньшие размеры — при питании листьями дуба (табл. 4).

К сожалению, дальнейших наблюдений над этими бабочками провести не представилось возможным.

В лесном массиве по р. Суре, около поселка Ахуны Пензенского района, в 1952 г. весной многочисленные кладки яиц кольчатого шелкопряда были обнаружены только на дубе и чернотале и единичные кладки — на других видах растений.

Из древесных растений в этом массиве произрастают, помимо указанных, осина, липа мелколистная, ильм черный, крушина слабительная, береза бородавчатая, лещина, клен остролистный, клен татарский, черемуха, шиповник, ива серая, бузина красная, сосна, ель, лиственница, кедр, рябина обыкновенная, бересклет, тополь (ряд видов) и в парковых насаждениях — американский клен, желтая акация, сибирская яблоня, белая акация, ясень, жимолость и ряд других.

Особенно сильно объедали гусеницы листья дуба и чернотала, а также рябины обыкновенной, шиповника, малины, черемухи и яблони; слабо повреждали остролистный клен, лещину, иргу, липу, осину, тополи, клен татарский и иву; не повреждали жимолость, вяз, акацию желтую и белую, американский клен, бересклет и бузину.

Гусеницы кольчатого шелкопряда старше III возраста активно передвигались по почве, переползая с одного растения на другое и концентрируясь на излюбленных растениях. Соответственно более значительной была заселенность гусеницами дуба и чернотала по сравнению с другими видами растений; даже на яблоне в этом районе гусениц было меньше, чем на дубе. В начале июля куколки в небольшом количестве встречались только на дубе и яблоне (один-два кокона на дереве), тогда как взрослых гусениц на каждом дереве насчитывалось по нескольку десятков, а гусениц I—II возрастов — по нескольку сотен.

В районе, где отсутствовал лес, массовая яйцекладка кольчатого шелкопряда весной была обнаружена на яблоне. В дальнейшем насаждения яблони были сильно заселены гусеницами, а на защитных полосах, где росли разнообразные древесные растения, они встречались значительно реже. При этом необходимо отметить, что гусеницы на яблоне были более крупных размеров, чем на тополе соседней защитной полосы.

Отсюда можно вывести заключение, что в этих районах имеются две расы кольчатого шелкопряда — дубовая и яблоневая.

Нам не удалось подметить избирательную способность гусениц к определенным сортам яблони, но Б. В. Добровольский (1950) указывает, что в садах селения Михайловский перевал (Геленджикский район, Северный Кавказ) из большого количества сортов яблони наиболее сильно был поврежден сорт Бельфлёр, в то время как на Черкесском розмарине, имеющем более грубые листья, обыкновенно встречались только единичные гусеницы. Менее охотно поедались гусеницами листья Черкесского розмарина и в садках.

Таким образом, «многоядность животных,— по указанию И. В. Кожанчикова (1952),— лишь сопровождает их пищевую специализацию, но не отрицает ее».

Выводы

1. Основным лимитирующим фактором в колебании численности кольчатого шелкопряда являются погодные условия, приводящие к ослаблению жизненности и бактериальным инфекциям.

2. В годы наиболее неблагоприятные большую роль в выживаемости кольчатого шелкопряда имеет пищевой фактор, а именно — питание излюбленными растениями, повышающее жизненность, а следовательно, и иммунитет к заболеваниям.

3. Полифагия у насекомых не исключает кормовой специализации.

4. При питании не излюбленными растениями имеет место отставание в росте и развитии, гибель большого количества особей, снижение или потеря плодовитости.

Литература

Данилевский А. С., 1940. О пищевой специализации дубового шелкопряда и систематических отношениях его кормовых растений, Тр. Ленинградск. об-ва естество испыт., т. XVIII, вып. 4.

Добровольский Б. В., 1950. Кольчатый шелкопряд на Дону и Северном Кавказе. Лесн. хоз-во, № 3.

Кожанчиков И. В., 1952. Многоядность животных и изменчивость среды, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.

Павловский Е. Н., 1952. Задачи зоологической науки в свете решений XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.

Федорова З. Ф., Иванова А. Г., 1940. Воспитание дубового шелкопряда на разных кормах, Вестн. ЛГУ, № 5.

Чугунин Я. В., 1951. Сопряженность массового появления различных гусениц листогрызущего комплекса, Зоол. журн., т. XXX, вып. 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

НОВЫЙ ВИД CHLOROPS MG. (DIPTERA)

Е. С. СМИРНОВ

Кафедра энтомологии Московского государственного университета

Занимаясь в течение 4 последних лет собиранием злаковых мух (Chloropidae) в Московской и Владимирской областях, я обнаружил новый вид Chlorops. Вид не представляет редкости в обследованных районах и легко отличается от всех известных видов данного рода своеобразным сочетанием признаков. Наиболее близок он к Ch. meigeni Lw.

Chlorops rossica E. S., sp. n.

♂. Голова. Антенны (рис. 1) двухцветные: первый-второй членики красновато-желтые, третий членик черный. Ариста черная, явственно пушистая (как у Ch. meigeni), и волоски ее явно длиннее волосков третьего

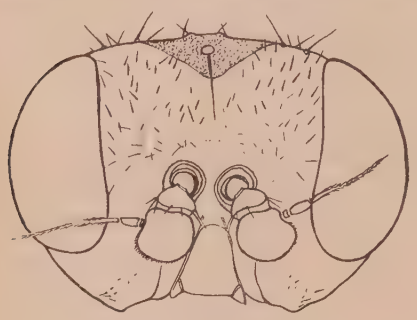


Рис. 1. Голова самки спереди

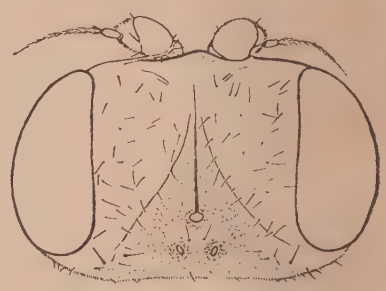


Рис. 2. Голова сверху

членика. Ширина лба чаще превышает длину, но иногда равна или даже уступает ей. Лобные волоски черные, густые и торчащие. Лобный треугольник (рис. 2) основной частью доходит до середины лба или несколько заходит за нее; его вытянутая вершина достигает переднего края лба или немного не доходит до него. Пятно коричневое, по форме приближается к равностороннему треугольнику, но часто имеет приостренную вершину, заходящую в удлиненную верхушку лобного треугольника; по средней линии, начиная от переднего глазка, намечается более темная черта, иногда выступающая за пределы пятна. Темное пятно никогда не покрывает треугольника целиком; как минимум, остается желтой его заостренная часть. Почти всегда имеются желтые каемки, хотя иногда они очень узкие; лишь у отдельных экземпляров каемки не обнаруживаются вовсе. Сверх того, часто остаются желтыми углы черного треугольника при его основании. Затылочное пятно покрывает бо́льшую часть затылочной поверхности; по форме оно приближается к трапеции и составляет продолжение лобного пятна. Между пятном и задним краем глаза остается желтая полоска, которая нередко частично заполняется боковыми выростами пятна, более светлого оттенка. Нижняя часть затылка желтая. Глаза от широкоэллиптических до округлых; в первом случае длинный поперечник глаза направлен вперед и вниз. Ширина

щек составляет от 0,3 до 0,4 диаметра глаза, будучи в $1^1/_4$—$1^1/_2$ раза больше длины третьего членика антенн и в $1^1/_2$—$1^3/_4$ раза превышая ширину скул. Волоски на щеках желтые, иногда с незначительной примесью черных. Лицо, клипеус и хоботок целиком желтые.

Грудь. Медиальная и латеральные полосы (рис. 3) черные, очень широкие и даже у самых светлых экземпляров оставляют лишь узенькие межполосные промежутки; иногда наблюдается слияние всех трех полос друг с другом. У светлых особей конец медиальной полосы отстоит от щитка на расстояние, равное его длине, латеральные и маргинальные полосы подходят близко к щитку. Обычно имеется прескутеллярное затемнение, довольно диффузное, но все же приуроченное к направлениям полос; при сильном его развитии образуется сплошное прескутеллярное пятно. Полосы блестящие, без признаков томента; покрыты густыми черными волосками. Характерна для вида форма латеральной полосы: ее передняя часть расширена кнаружи и в точке пересечения с нотальным швом отделена от остальной части тупоугольным или прямоугольным уступом; лишь редко этот выступ сглажен; передний конец полосы срезан косо и почти прямолинейно. Стерноплевральное, мезоплевральное и преджужжальцевое пятна блестяще-черные; гипоплевральное — черное, томентированное; птероплевральное — коричневое, часто двойное, иногда слабо выраженное. Жужжальце желтое, с темноватым стебельком. Ноги желтые, с черными дорсальными мазками на задних голенях и темными последними члениками лапок. У темных экземпляров затемнение начинается с конца второго членика, имеются темноватые мазки на бедрах. Передний метатарсус не укороченный. Крылья затемнены, буровато-серые. Жилки R_3 и R_5 заметно дивергируют, причем R_3 часто загнут вершиной к костальной жилке. Коста заходит за R_5 (как и у Ch. meigeni), но не более чем на $^1/_4$ данного краевого сегмента.

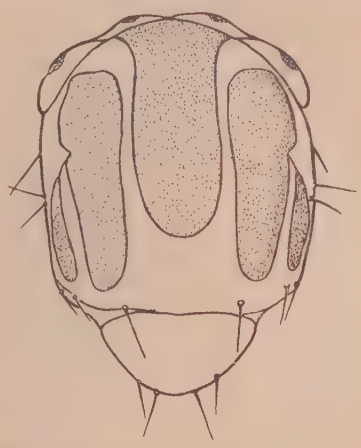


Рис. 3. Среднеспинка самца

Брюшко с преобладанием коричневого или черного цвета На сегментах II—V широкие переднекрайние полосы; распространяясь назад по средней линии, они доходят до следующего сегмента и в совокупности образуют непрерывный темный рисунок. У темных особей желтый цвет остается в форме изолированных треугольных боковых пятен. Гипопигий значительных размеров, желтый, с двумя коричневыми пятнами, иногда сливающимися друг с другом.

♀. Мезонотальные полосы у самки в среднем несколько у́же, чем у самца. Яйцеклад конический с округленным концом, коричневатого цвета. Длина самцов — 3 мм, самок — 3—4 мм.

Найден на станции Зеленоградской (Московская область) в 1952—1953 гг. и в Струнине (Владимирская область) в 1951—1952 гг. Время лёта самцов — с 8 июня по 11 июля, самок — с 14 июня по 27 июля. Всего собрано 57 экз. (30 самцов и 27 самок).

Ch. rossica E. S. сходна с Ch. meigeni Lw. по таким характерным признакам, как темные крылья, длинная коста, заходящая за R_5, и желтое окаймление лобного пятна. Наиболее резкие отличия первого вида заключаются в черной окраске третьего членика антенн и стерноплеврального пятна, а также в наличии желтых волосков на щеках. Некоторая разница имеется и в ширине щек, отнесенной к поперечнику глаза: у Ch. meigeni она в среднем на 5% больше. Общая окраска Ch. meigeni светлее.

Оба вида встречаются одновременно и в одинаковых условиях.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

НОВЫЕ ГАЛЛИЦЫ РОДА ASIODIPLOSIS MARIK. (DIPTERA, ITONIDIDAE) ИЗ ПУСТЫНИ КАЗАХСТАНА

П. И. МАРИКОВСКИЙ

Институт зоологии АН Казахской ССР

Род Asiodiplosis был недавно описан автором по пяти видам галлиц, выведенных из галлов на саксаулах. Вскоре же оказалось, что принадлежащие к этому роду виды в зоне пустыни Казахстана среди галлиц являются наиболее многочисленными и все приурочены к различным солянкам. Наиболее характерные черты этого рода следующие.

Глаза большие голоптические. Пальпы одночлениковые, большей частью маленькие. Антенны 2 + 12 — 11. Членики жгутика самцов двуузелковые, каждый узелок несет по мутовке из дуговидных нитей, ниже которых находится по мутовке из редких щетинок. У самок членики жгутика почти цилиндрические; первый членик большей частью удлиненный, последние два — часто слившиеся. Прилегающие нити преимущественно в виде одной-двух ячей, связанных на вершине членика пояском. Крылья усажены редкими изогнутыми прилегающими волосками; субкостальная жилка впадает в костальную почти на средине переднего края крыла; третья жилка впадает в вершину крыла; пятая жилка раздвоенная. Коготки простые, эмподий короче, равен коготкам или слегка длиннее их, пульвиллы рудиментарные. Гонококсит покрыт редкими волосками. Гоностиль суживающийся к вершине, покрыт редкими короткими волосками. Дорсальная пластинка большей частью с неглубокой вырезкой и округлыми лопастями. Парамеры в виде двух лопастей, спаянных спереди и слегка полуохватывающих гонофурку. Гонофурка в виде широкого конуса. Яйцеклад телескопического типа, покрытый щетинками, которые или располагаются равномерно по всей поверхности, или собраны на вентральной поверхности в густое скопление. Вершина конечного членика яйцеклада несет две маленькие, тесно прилегающие друг к другу лопасти, покрытые короткими волосками и несколькими слабо склеротизированными трудно различимыми шипиками.

Решающее значение в определении видов имеют преимущественно подчас тонкие детали формы парамеров гениталий самцов, их лопастей и основания, тогда как самки большей частью неразличимы или различимы с трудом. Меньшее значение в систематике рода имеет форма антенн. Род относится к трибе Itonididinarini, подтрибе Bifila. Ниже описывается 11 новых видов этого рода. Типы находятся в Зоологическом институте АН СССР.

Asiodiplosis propria Marikovskij, sp. n. (рис. 1)

Самец. Длина — 1,8—2,2 мм. Антенны 2 + 11. Первый и второй членики жгутика длинные, спаянные или почти спаянные. Средние членики жгутика с хорошо выраженными шаровидными почти одинаковыми узелками, развитыми стебельками и перешейками; длина первых — боль-

ше диаметра, вторых — равна ему. У восьмого членика перешеек сильно сглаженный, у девятого — слабо выраженный и у десятого — отсутствует. Конечный, 11-й членик жгутика длинный, овально-цилиндрический, со следами слияния из двух члеников и несет четыре мутовки дуговидных нитей, которые, как и на всех остальных члениках, не густы и коротки. Пальпы маленькие, с укороченным основанием. Эмподий значительно короче коготков.

Гонококсит стройный, заметно суживающийся к вершине. Гоностиль сильно суженный к вершине. Дорсальная пластинка с полукруглыми лопастями; парамеры глубоко рассеченные, с пальцевидными лопастями, несущими на верхне-внутренних краях по группе густых шипообразных выступов. Гонофурка коническая, с остро оттянутой вершиной.

Рис. 1. Asiodiplosis propria, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пальпы самца и самки, *в* — пятый и 9—11-й членики жгутика самца, *г* — пятый и 10—11-й членики жгутика самки

Самка. Длина — 1,3—2,0 мм. Антенны 2 + 11. Первый и второй членики жгутика не всегда спаянные. Членики жгутика цилиндрические с небольшим стебельком. Последний членик удлиненный, с неясными следами слияния двух члеников. Прилегающие нити образуют одну ячею. Пальпы маленькие, грушевидные. Яйцеклад покрыт редкими короткими щетинками.

Новый вид хорошо отличается от остальных по сокращенному числу члеников антенн у обоих полов и пальцевидным лопастям парамеров самца. Описан по 20 самцам и 87 самкам из северо-западной части предгорий хребта Кара-Тау Южно-Казахстанской области из галлов Salsola rigida Pall. Галлы многокамерные, 3—8 мм в диаметре, расположены на верхушках побегов, шарообразной формы, состоят из белого пушка, окруженного при основании маленькими листочками. Камеры находятся при основании галла близко друг к другу. Рост галла — с весны, окукливание личинок — в галле, лёт — в середине июня. Поражение растений довольно распространенное, постоянное и значительное.

Asiodiplosis salsola Marikovskij, sp. n. (рис. 2)

Самец. Длина — 2,0 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутиков с хорошо развитыми узелками, почти шаровидной формы; их дистальные и проксимальные узелки равной величины. Длина стебельков почти в два раза, а длина перешейков — в полтора раза больше диаметра. Конечный членик также с хорошо выраженным перешейком. Дуговидные нити не густые и образуют немногочисленные петли. Пальпы маленькие, едва заметные, цилиндрические, слабо заостренные к вершине. Эмподий равен коготкам или слегка их короче.

Гонококсит — незначительно суживающийся к вершине. Гоностиль равен или слегка больше половины гонококсита, постепенно суживающийся к вершине. Дорсальная пластинка неясная, без заметно выраженной

медиальной вырезки. Парамеры с конусовидно приостренными лопастями, разделенными глубокой узкой вырезкой; крупные шипообразные выросты на них не выражены. Гонофурка формы правильного конуса.

Описан по одному самцу, выведенному вместе с описанным ниже видом — Asiodiplosis salsae из галлов с Anabasis salsa Ben., близ юго-западной оконечности хребта Кара-Тау в Джамбулской области.

Рис. 2. Asiodiplosis salsola, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пальпы самца, *в* — пятый членик жгутика самца

Является ли какой-либо из этих двух видов симбионтом или оба способны к образованию галлов,— решить пока не представляется возможным. Галлы — разращение стебля, сложены из белого пушка, к которому примыкают различной формы зеленые придатки, представляющие собою остатки лопнувшей зеленой оболочки, ранее охватывавшей пушок. Развитие галла — с весны, лёт — в начале июня, в году одно поколение. От остальных видов рода хорошо отличается формой парамеров, их широкими лопастями и узкой клиновидной вырезкой.

Asiodiplosis hirta Marikovskij, sp. n. (рис. 3)

Самец. Длина — 3,0 мм. Антенны 2 + 12. Узелки члеников жгутика резкие, слегка приплюснутые с полюсов, с хорошо выраженными стебельками и перешейками, длина которых больше (соответственно) диаметра. Апикальный узелок последнего членика жгутика имеет форму конуса,

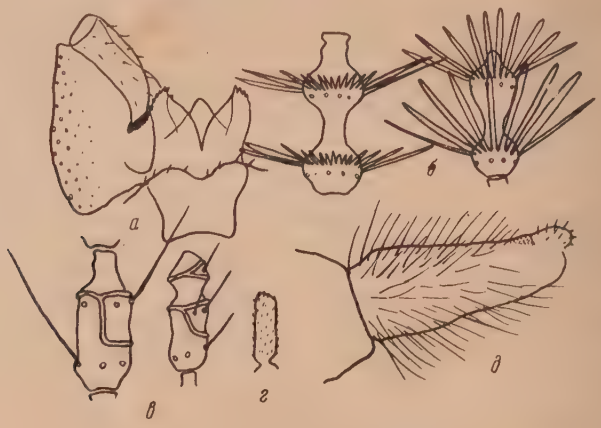


Рис. 3. Asiodiplosis hirta, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пятый и 12-й членики жгутика самца, *в* — пятый и 12-й членики жгутика самки, *г* — пальпа самки, *д* — яйцеклад

обращенного основанием к вершине, на котором располагается маленький конический придаток. Дуговые нити густые, отходящие от тела узелков почти под прямым углом. Эмподий равен коготкам или немного больше их. Гонококсит — суживающийся к вершине, почти конусовидный, усаженный густыми щетинками. Гоностиль тонкий, длинный, почти цилиндрический, больше половины гонококсита. Дорсальная пластинка слабо склеротизированная, с едва намеченной вырезкой. Парамеры глубоко расчлененные, с относительно широкими, разведенными в стороны лопастя-

ми, несущими на вершине рассеянные шипообразные выросты; их основание короткое, прямо обрубленное. Гонофурка формы широкого конуса.

Самка. Длина — 3,0—3,5 мм. Антенны 2 + 11. Членики жгутиков почти цилиндрические, с хорошо выраженным стебельком, длина которого отчетливо больше диаметра. Конечный членик или цилиндрический, удлиненный, или с заметным перешейком на месте слияния двух члеников. Прилегающие нити образуют одну ячею. Одночлениковые пальпы длинные, цилиндрические. Конечный членик яйцеклада почти равномерно покрыт длинными густыми волосками.

Хорошо отличается от других видов рода по особенностям строения парамер. Описан по двум самцам и десяти самкам из района близ Телекульских озер Кзыл-Ординской области и гор Бала-Богуты Алма-Атинской области; образует галлы на солянке Anabasis aphylla L. Галлы, длиною в 1,5—2,5 см, яркозеленые, цвета зеленых стеблей растения, имеют форму кувшинчиков и в общем сложены из нескольких, плотно прилегающих друг к другу мясистых чешуй, слегка расходящихся на вершине. В каждом галле находится по одной личиночной камере, расположенной у основания галла ниже небольшой центральной полости, заключающей слегка опушенные мелкие чешуйки. Рост галла — с весны, окукливание — в галле, лёт галлиц — в конце мая. Поражение незначительное, и галлы встречаются редко.

Asiodiplosis iliensis Marikovskij, sp. n. (рис. 4)

Самец. Длина — 2,0—2,5 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутика с хорошо выраженными одинаковыми узелками и развитыми стебельками и перешейками. Конечный членик с двумя развитыми узелками; апикальный узелок шаровидный, иногда с едва заметным конечным придатком. Петли дуговидных нитей правильные, достигают основания вышерасположенного узелка. Пальпы конусовидные, почти всегда с широким основанием. Эмподий чуть меньше или равен коготкам. Гонококсит неширокий, слабо суживающийся к вершине. Гоностиль равен половине гонококсита или немного больше его, слабо суженный к вершине. Дорсальная пластинка с глубоким щелевидным надрезом. Парамеры с сердцевидной вырезкой и узкими лопастями, усаженными с внутреннего края густыми короткими ворсинками, и с слегка загнутыми кнутри вершинами, несущими небольшое число шиповидных выростов. Основание парамер широкое, закругленное. Гонофурка коническая, с удлиненной вершиной.

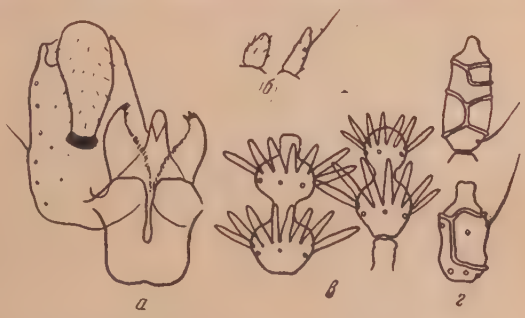


Рис. 4. Asiodiplosis iliensis, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пальпы самцов, *в* — пятый и 12-й членики жгутика самца, *г* — пятый и 12-й членики жгутика самки

Самка. Длина — 2,0—2,5 мм. Антенны 2 + 11. Членики жгутика почти цилиндрические, иногда с заметной бугристостью и хорошо выраженными стебельками. Прилегающие нити образуют одну-две ячеи. Конечный членик жгутика удлиненный, очень редко на нем видна легкая перетяжка — след слияния из двух члеников. Яйцеклад покрыт редкими щетинками.

Этот вид хорошо отличается от других видов рода по глубокому рассечению парамер, удлиненной гонофурке и форме дорсальной пластинки, а также по шаровидному апикальному узелку конечного членика усиков.

Описан по 11 самцам и 15 самкам из поймы среднего течения р. Или (Сары-Чаган), где образует галлы на Anabasis aphylla L.

Галлы — мелкие шишечки, 4—7 мм в диаметре, сложены из зеленых чешуек, гораздо реже светломалинового цвета, несущие белый пушок. Чешуйки занимают только основание галла снаружи, тогда как внутри галл занят скоплением белого пушка. Рост галла — летом, полное развитие — к концу августа, окукливание — в галле, лёт — в начале и середине сентября. В году одно поколение.

Asiodiplosis palpata Marikovskij, sp. n. (рис. 5)

Самец. Длина — 2,3—3,2 мм. Антенны 2 + 12. Узелки члеников жгутиков хорошо развитые, шаровидные, на каждом членике почти одинакового размера. Последний, 12-й членик жгутика на вершине несет маленький придаток, несколько варьирующий в размерах. Стебельки и перешейки выражены хорошо, приблизительно одинакового размера, длина их почти равна диаметру. Петли дуговидных нитей как с дорсальной, так и с вентральной поверхностей хорошо развитые, густые и достигают основания следующего узелка. Одночлениковые пальпы цилиндрической формы, длинные; их длина в четыре-шесть раз больше диаметра. Эмподий равен или длиннее коготков.

Рис. 5. Asiodiplosis palpata, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пятый и 12-й членики жгутика самца, *в* — пятый членик жгутика самки, *г* — пальпы самца и самки

Гонококсит широкий, едва суживающийся к вершине. Гоностиль равен половине или немного более половины гонококсита, заметно суживается к вершине. Дорсальная пластинка едва различимая, перепончатая, с неясной неглубокой вырезкой. Парамеры глубоко раздвоенные, их лопасти с группой конических шиповидных выступов на вершине и мелковорсинчатыми внутренними краями. Основание парамер слабо склеротизированное, суживающееся и неясное к концу.

Самка. Длина — 2,8—3,5. Антенны 2 + 12. Членики жгутика почти цилиндрические, слабо суженные в средней части, с хорошо выраженным стебельком, заметно укорачивающимся к вершине. Длина первого членика жгутика в четыре раза больше диаметра. Конечный членик укороченный, сидит на широкой верхушке предпоследнего членика, образуя с ним как бы один удлиненный членик. Прилегающие нити в виде двух изогнутых поясков, соединенных двумя продольными перемычками. Иногда на 12-м членике жгутика находится маленький придаток — аналогично придатку, имеющемуся на жгутике самца. Одночлениковые пальпы длинные, но заметно толще, чем у самца, конусовидной формы, с широким основанием. Конечный членик яйцеклада почти голый.

Этот вид хорошо отличается от других представителей этого рода по длинным одночлениковым пальпам. От предыдущего вида, к которому он близок, отличается, кроме того, более загнутыми кнутри вершинами лопастей парамер и отсутствием глубокого надреза дорсальной пластинки. Самки отличаются почти голым яйцекладом и формой прилегающих нитей на члениках жгутика.

Описан по 56 самцам и 103 самкам из бассейна среднего течения р. Сыр-Дарьи в районе от Яныкургана до Джусалы и в каменистой пустыне близ гор Богуты (левый берег верхнего течения р. Или); образует галлы на Anabasis aphylla L.

Галлы большие, до 2 см в диаметре, шарообразные, расположены преимущественно на прикорневой части веточек по 2—3 шт. вместе и состоят из крупных зеленых мясистых чешуй, при основании и снаружи охватывающих скопления густого белого пушка. Каждый галл многокамерный, личиночные камеры располагаются при основании галла. Рост галлов и личинок — с ранней весны, окукливание — в галле, лёт галлиц — в мае. В году одно поколение. Распространение галлицы довольно обширное, поражаемость растений значительная.

Asiodiplosis deserta Marikovskij, sp. n. (рис. 6)

Самец. Длина — 2,3—3,2 мм. Антенны 2 + 12. Узелки члеников жгутиков резко выраженные, почти шаровидной формы, проксимальные узелки заметно длиннее дистальных. Перешейки и стебельки члеников усиков очень короткие. Последний членик жгутика почти конический, широко сочленованный с дистальным узелком предпоследнего членика. Петли дуговидных нитей короткие, достигающие только вершины одноименного узелка, значительно более густые на вентральной поверхности члеников жгутиков. Пальпы маленькие, овальной формы. Эмподий короче коготков.

Рис. 6. Asiodiplosis deserta, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пятый и 12-й членики жгутика самца *в* — пятый и 12-й членики жгутика самки

Гонококсит толстый, короткий, покрыт редкими щетинками. Гоностиль длиннее половины гонококсита, почти цилиндрический. Дорсальная пластинка со слабой вырезкой и небольшими лопастями. Парамеры глубоко двухлопастные, с группой шипообразных выступов на вершинах; их основание большое, почти прямоугольное. Гонофурка коническая.

Самка. Длина — 2,5—3,5 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутика антенн почти цилиндрические, сидячие, постепенно укорачивающиеся к вершине. Длина первого членика жгутика в три раза больше ширины. Конечный членик конический, тесно слившийся с предлежащим члеником. Прилегающие нити образуют одну большую ячею. Эмподий приблизительно равен длине коготков. Яйцеклад почти голый.

Этот вид близок к описываемым ниже двум видам, от которых отличается деталями строения гениталий, главным образом формой лопастей парамер. Описан по восьми самцам и 31 самке, добытым из галлов на боялыше Salsola arbuscula Palt. из бассейна среднего течения р. Сыр-Дарьи, близ Кзыл-Орды, и по сборам Д. М. Штейнберга из песков Соргали юго-западной Туркмении. Галлы — выросты на тонких ветках, яйцевидной формы, светлозеленого цвета, покрытые редкими, сильно укороченными листиками, имеют твердую консистенцию и содержат по нескольку камер личинок. Рост галла — в течение весны, окукливание — в галле, лёт галлиц — в начале лета. В году одно поколение.

Asiodiplosis sphaerobia Marikovskij, sp. n. (рис. 7)

Самец. Длина — 2,5—3,0 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутиков антенн с шаровидными узелками; проксимальные узелки чуть больше дистальных; перешейки и стебельки равны своему диаметру или меньше его, иногда перешейки очень слабо выражены. Конечный членик — конический, с широким основанием, широко сочленен с предвершинным члеником. Петли дуговидных нитей недлинные и едва достигают основания

выше расположенных члеников. Пальпы маленькие, грушевидные. Эмподий короче коготков.

Гонококсит неширокий, равномерно закругленный с концов. Гоностиль, суживающийся к вершине, равен половине гонококсита или немного длиннее его. Дорсальная пластинка с хорошо выраженной выемкой и полукруглыми, едва приостренными лопастями. Парамеры с широкой вырезкой, переходящей в узкую щель; их лопасти несут на верхне-внутреннем крае хорошо выраженные шипообразные выступы. Основание парамер с закругленным концом, несущим небольшую выемку.

Самка. Длина — 2,5—3,0 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутиков цилиндрические. Конечные членики короткие и маленькие, когда общее число их равно 2 + 12, или длинные и большие, когда число их равно

Рис. 7. Asiodiplosis sphaerobia, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пятый и 12-й членики жгутика самца, *в* — пятый и 11—12-й членики жгутика самки

2 + 11; в последнем случае конечный членик несет два комплекса прилегающих нитей и часто имеет следы слияния из двух члеников. Прилегающие нити образуют по одной ячее. Яйцеклад голый.

Вид описан по 42 самцам и 36 самкам из района Телекульских озер Кзыл-Ордынской области и среднего течения р. Или; вызывает галлы на боялыще Salsola arbuscula Pall. Очень близок к Asiodiplosis syrdarjensis, sp. n. и A. deserta, sp. n., обитающим на том же растении, но вызывающим галлы совершенно иного характера. Отличается от этих видов только по форме парамер.

Галлы шаровидные, диаметром в 2—4 см, серовато-зеленые, покрытые многочисленными жесткими ворсинками, среди которых скрыты личиночные камеры, окруженные плотной цилиндрической оболочкой. В каждом галле может быть 20—40 личиночных камер. Рост галла — с весны, быстрый; окукливание — в галлах, лёт — в начале июня. После вылета галлиц галл засыхает и становится буровато-коричневым. В году одно поколение. Поражения растений достигают значительной степени.

Asiodiplosis syrdarjensis Marikovskij, sp. n. (рис. 8)

Самец. Длина — 2,5—3,0 мм. Антенны 2 + 12, с шаровидными узелками и хорошо выраженными стебельками и перешейками, длина которых равна диаметру или немного больше его. Последний членик с перешейком, на апикальном узелке несет небольшой округлый выступ. Иногда конечный членик укорочен, почти конусовидной формы без перетяжки. Дуговидные нити короткие, не достигающие основания выше расположенного узелка. Одночлениковые пальпы маленькие, с суженным основанием; как исключение, одна из пальп может быть вытянутой и на длинной ножке. Эмподий короче коготков.

Гонококсит, слабо суживающийся к вершине, покрыт редкими волосками. Гоностиль длинный, больше половины гонококсита. Дорсальная пластинка с глубокой, узкой вырезкой. Парамеры с полого суживающейся в острый угол вырезкой и выпуклыми кнаружи лопастями, несущими на вершине по небольшой группе шиповидных выступов. Форма вырезки парамер несколько варьирует.

Самка. Длина — 2,5—3,0 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутика цилиндрические, с очень слабо выраженным стебельком; первый членик в полтора раза длиннее второго, последние два членика почти слитые, иногда даже со слабо заметной границей слияния; последний членик конический, маленький. Прилегающие нити образуют одну ячею. Яйцеклад покрыт очень редкими волосками.

Новый вид близок к описанным выше Asiodiplosis deserta, sp. n. и A. sphaerobia, sp. n.; отличается от них по деталям строения парамер и глубоко рассеченной дорсальной пластинкой самцов. Описан по десяти самцам и восьми самкам из района нижнего течения р. Сыр-Дарьи (окрестности г. Кзыл-Орды, Телекульские озера Джусалы, близ Западного Кара-Тау) из галлов на боялыше Salsola arbuscula Pall. Галлы большие — до 2,5 см длиною и 1,5 см в диаметре, шишковидные, конические, сидящие на веточках, светлозеленые, сложенные из чешуек, каждая из которых несет на вершине почти нормальные для этого растения листочки. Несколько личиночных камер располагается в центре галла на небольшом общем деревянистом основании. Иногда бывает всего лишь одна камера, соответственно этому — размеры галла маленькие. Галлы довольно редки. Рост галла и развитие личинки — с весны, окукливание — в галле, лёт галлиц — в июне. Отложенные яйца диапаузируют до весны. В году одно поколение.

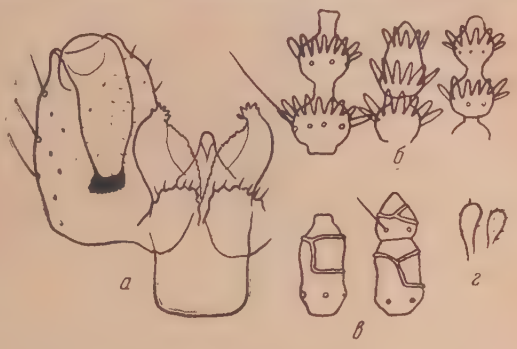


Рис. 8. Asiodiplosis syrdarjensis, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пятый и 12-й членики жгутика самца, *в* — пятый и 11—12-й членики жгутика самки, *г* — пальпы самцов

Asiodiplosis vicina Marikovskij, sp. n. (рис. 9)

Самец. Длина — 2,5—2,8 мм. Антенны 2 + 12. Первый членик жгутика большой, дуговидные петли на нем короткие. Узелки члеников жгутиков хорошо выраженные, базальные больше апикальных, шаровидные; стебельки и перешейки широкие, длина первых равна диаметру, длина вторых меньше диаметра. 11-й членик жгутика без стебелька, 12-й без выраженного перешейка; его дистальный членик конусовидный, иногда с оттянутым сосочком. Дуговидные нити короткие, не достигающие или едва достигающие основания вышерасположенного узелка. Пальпы маленькие, округлые. Эмподий равен коготкам лапок или чуть больше их.

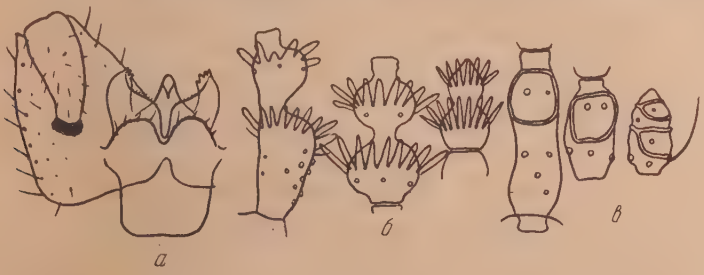


Рис. 9. Asiodiplosis vicina, sp. n.

а — гипопигий, *б* — первый, пятый и 12-й членики жгутика самца, *в* — первый, пятый и 11-й членики жгутика самки

Гонококсит — заметно суживающийся к вершине, умеренно покрытый волосками. Гоностиль больше половины гонококсита, суживающийся к вершине. Дорсальная пластинка с двумя хорошо очерченными полукруглыми лопастями. Парамеры с округлой вырезкой, переходящей в широкий щелевидный надрез; на вершинах лопастей расположена отчетливая группа шишковидных выростов. Основание парамер склеротизированное, с равномерно закругленным концом.

Самка. Длина — 2,5—3,0 мм. Антенны 2 + 11. Первый членик большой — его длина более чем в три раза превышает диаметр. Членики жгутика цилиндрические, с короткими стебельками. Конечный членик жгутика — слившийся из двух, без перешейка в месте слияния. Прилегающие нити образуют на вентральной поверхности одну округлую ячею. На последнем членике жгутика находятся две ячеи прилегающих нитей. Пальпы маленькие, с суженным основанием. Яйцеклад покрыт редкими волосками.

Этот вид отличается от остальных преимущественно формой парамер и несколько большей, чем обычно, длиной первого членика жгутика.

Описан по четырем самцам и шести самкам из лёссовой пустыни близ хребта Кара-Тау Джамбулской области, где выведен из галлов солянки Kochia prostrata (L.) S. вместе с галлицей (Polystepha vicina Mar. Галлы располагаются на конце побега, белые, шарообразные, пушистые, сложены из мельчайших волосков. Личиночные камеры размещаются в основании галла между волосками. Окукливание — в галле, лёт — в конце июня. В году, повидимому, только одно поколение. По всей вероятности, Polystepha vicina Mar. является симбионтом описываемого вида.

Asiodiplosis mutabilis Marikovskij, sp. n. (рис. 10)

Самец. Длина — 2,2—2,8 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутика антенн с хорошо выраженными узелками, перешейками и стебельками; длина первых из них равна диаметру или больше его в полтора раза,

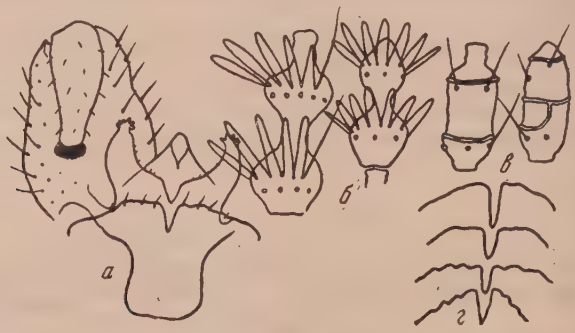


Рис. 10. Asiodiplosis mutabilis, sp. n.

а — гипопигий, *б* — пятый и 12-й членики жгутика самца, *в* — пятый и 11-й членики жгутика самки; *г* — вариации формы дорсальной пластинки

длина вторых — в два-три раза больше диаметра. Петли дуговых нитей длинные, достигают основания выше расположенных узелков, на средних члениках иногда прерваны. Конечный членик с отчетливым перешейком, а апикальный узелок несет конический или сосцевидный придаток. Пальпы маленькие, с одной длинной щетинкой. Эмподий равен коготкам или немного больше их.

Гонококсит — умеренно суживающийся к вершине. Гоностиль, относительно тонкий, слегка суживающийся к вершине, равен половине гонококсита или чуть длиннее его. Дорсальная пластинка сильно варьирует,

но в общем имеет щелевидную вырезку и угловатый внутренний край лопасти. Парамеры с широкой вырезкой, с широко расставленными в стороны лопастями, несущими хорошо развитые шипообразные выросты, и с резко суженным основанием с округлым концом. Форма лопастей парамер также значительно варьирует. Гонофурка в форме широкого конуса.

Самка. Длина — 2,5—2,8 мм. Антенны 2 + 11. Членики жгутика цилиндрические, с хорошо выраженным стебельком; длина первого членика в три раза больше диаметра, конечный членик длинный, булавовидный. Прилегающие нити ясные и образуют то одну, то две ячеи. Эмподий заметно больше коготков. Яйцеклад почти голый. Этот вид близок к предыдущему — Asiodiplosis vicina, sp. n; отличим от него по форме дорсальной пластинки, ее щелевидному разрезу и угловатым внутренним краям лопасти, а также по сильному расхождению в стороны лопастей парамер в сочетании с суженным их основанием.

Описан по 99 самцам и 89 самкам из подгорной равнины гор Богуты (левый берег среднего течения р. Или), с солянки Anabasis eripoda (С. А. М.) В. Галлы — 0,5—2,5 см в диаметре — представляют собой симметричный, зеленого цвета мясистый вырост из междуузлий зеленых стеблей растения, покрытый густым и длинным нежно-белого цвета пухом. Личиночных камер в галле много, они полупогружены в основание галла и отделены друг от друга перегородками. В году два поколения. Галлы первого, весеннего поколения расположены на прикорневых ветках, тогда как галлы второго, осеннего поколения расположены главным образом на средней части ветвей. Окукливание происходит в галле, лёт осеннего поколения — в середине сентября. Поражение очаговое, сильное у отдельных растений.

Asiodiplosis salsae Marikovskij, sp. n. (рис. 11)

Самец. Длина — 1,8 мм. Антенны 2 + 12. Членики жгутика с хорошо выраженными узелками. Длина стебельков почти в два раза больше диаметра, длина перешейков равна диаметру. Последний членик жгутика

Рис 11. Asiodiplosis salsae, sp. n.
а — гипопигий, *б* — пятый и 12-й членики жгутика самца

с менее выраженным перешейком, его вершина ширококонусовидная. Петли дуговидных нитей густые, широко отстоящие в стороны. Пальпы маленькие, грушевидные. Эмподий равен коготкам.

Гонококсит широкий, слегка суживающийся к вершине. Гоностиль большой, массивный, постепенно суживающийся к вершине, равен $^2/_3$ длины гонококсита. Дорсальная пластинка слабо выражена, с двумя плохо различимыми округлыми лопастями. Парамеры глубоко рассеченные, с широкой округлой вырезкой и небольшим надрезом; на вершине лопастей имеется группа маленьких шипообразных выступов. Основание парамер с ровными боковыми краями, постепенно суживающимися к прямо усеченному концу. Гонофурка крупная, широкая, с заметно тупой вершиной.

Описан только по одному самцу, добытому близ юго-западной оконечности хребта Кара-Тау Джамбулской области на Anabasis salsa B., из галлов которого выведен вместе с описанной выше Asiodiplosis salsola, sp. n. Хорошо отличается от других видов по широкой округлой вырезке парамер и довольно массивной тупоконечной гонофурке.

Рис. 12. Галлы

а — Asiodiplosis propria, sp. n., *б* — A. salsola и A. salsae, sp. n., *в* — A. hirta, sp. n., *г* — A. iliensis, sp. n., *д* — A. palpata, sp. n., *е* — A. deserta, sp. n., *ж* — A. sphaerobia, sp. n., *з* — A. syrdarjensis, sp. n., *и* — A. vicina, sp. n., *к* — A. mutabilis, sp. n.

На рис. 12 приводим изображение галлов, образуемых различными видами Asiodiplosis Marik.

Публикуемые в этой статье рисунки, по которым можно проследить различия между описываемыми видами, а также наличие данных о существовании еще значительного числа видов этого рода делают преждевременным помещение здесь определительной таблицы.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ЛИСТВЕННИЧНАЯ ГАЛЛИЦА — DASYNEURA LARICIS F. LW. (DIPTERA, CECIDOMYIDAE) В ЛЕСАХ СИБИРИ

Н. Г. КОЛОМИЕЦ

Биологический институт Западно-Сибирского филиала АН СССР

Лиственница — наиболее распространенная хвойная порода в Азиатской части СССР. Важным вредителем хвои и укороченных побегов этой древесной породы является лиственничная галлица — Dasyneura laricis F. Lw. (Diptera, Cecidomyidae).

Биология и хозяйственное значение этого вредителя не освещены в отечественной энтомологической литературе. Только в известных определителях В. И. Гусева и М. Н. Римского-Корсакова (1951) и Г. Я. Бей-Биенко (1950) даются критерии для определения галлицы по повреждениям. Более подробно биология лиственничной галлицы — Dasyneura laricis F. Lw. (syn. Perrisia kellneri Hensch.) освещена в работах Нусслин и Румблер (O. Nüßlin u. L. Rümbler, 1922), Ланфер (K. F. Lanfer, 1935) и Эшериха (K. Escherich, 1941), основанных на наблюдениях в Альпах, Мюнхене, Карлсруэ и Тарандте, где галлица поражает виды лиственницы Larix europaea и L. occidentalis.

Наши наблюдения за галлицей проводились в 1952 и 1953 гг. в Западной Сибири и отчасти в Забайкалье. Здесь она повреждает сибирскую лиственницу (Larix sibirica Ledeb.) и в незначительной мере — даурскую лиственницу (L. dahurica Turcz.), отличается особенностями биологии, а также характером повреждений.

Лиственничная галлица — мелкий, нежный красноватый комарик длиной около 2 мм, с длинными тонкими ногами и упрощенным жилкованием крыльев. В край крыла упираются только три жилки. Усики многочлениковые, длинные и тонкие, членики жгутика в пределах пола более или менее однородны по форме. Самка легко отличается от самца по менее опушенным усикам и наличию длинного (около 1 мм) яйцеклада.

Вид широко распространен в Сибири, но ареал его не вполне выяснен. По нашим наблюдениям, галлица встречается в Тувинской автономной области, в Томске и его окрестностях, в Красноярске и прижелезнодорожных районах Красноярского края, повсеместно в Хакасской автономной области, в Чите и ее далеких окрестностях.

Взрослые комарики в условиях Красноярска появляются в середине мая. Вылет их совпадает с началом распускания почек укороченных побегов, когда наружные листочки кроющих чешуй почки оттопыриваются и обнаруживаются вершинки хвои. Самцы отрождаются несколько раньше половозрелых самок. Если стоит теплая погода, комарики спаривают-ся, и в тот же день самки приступают к откладке яиц. Наиболее жизнедеятельны комарики в предвечернее время.

Яйца мелкие, длина их — 0,383—0,385 мм, толщина — 0,090 мм. Вначале они бесцветные, затем становятся светлооранжевыми. Для откладки яиц самка переползает от почки к почке и отыскивает подходящие места у основания их на укороченных побегах, там, где чешуйки охватывают хвою в виде ободка. Затем самка подгибает брюшко под себя

почти до груди и, прощупывая яйцекладом слабо соприкасающиеся листочки чешуй, по возможности глубоко вдвигает его. Если хвоинки укороченных побегов в вершинках уже несколько разъединились, яйца откладываются вертикально между этими хвоинками на глубину, которой галлица может достигнуть своим яйцекладом, составляющим половину длины тела.

Каждая откладка яйца продолжается 20—30 сек. Часто самка посещает одну и ту же почку несколько раз, но, как правило, откладывает в почку одно яйцо. Для откладки яйца самка чаще выбирает почки с растопыривающимися хвоинами, когда их длина еще не достигает 5 мм. Откладка яиц длится 14—18 дней и одинаково протекает в холодные дни, в ясную и пасмурную погоду.

В лабораторных условиях при температуре воздуха в 18—20° наблюдается окончание лёта в течение 5 дней. Максимальное количество яиц, отложенных одной самкой при этих условиях, составляло 48 шт. Продолжительность имагинальной фазы — 1—3 дня.

Откладку яиц на мужские и женские цветы, как об этом упоминается в литературе, не приходилось наблюдать.

Через 6—7, максимум 9 дней отрождаются личинки, способные передвигаться на расстояние 1,5—2 см. Их длина достигает 0,3 мм и толщина 0,11—0,12 мм. Тело личинки прозрачное, блестящее, со слабым розоватым пятном в середине. В последних числах мая личинки галлицы находятся у основания пучка хвои, линяют и с развитием жирового тела принимают более яркую красноватую окраску.

Со времени первой линьки личинки становится заметным образование галла в виде маленького беловато-зеленого шарика, расположенного в центре пучка хвои. В первой декаде июня величина галла достигает около 1 мм в диаметре. В середине июня зараженные укороченные побеги и почки легко отличить от здоровых не только по наличию галла, достигающего 3—4 мм высоты и 2—2,5 мм в поперечнике, но и по расположению хвои в пучке.

В здоровых пучках хвоя располагается сближенно, под острым углом к оси побега, в зараженных же хвоя располагается врозь, далеко друг от друга, лучеобразно от еще зеленого галла.

В начале июля чешуи галла принимают красновато-коричневую окраску, и в основании галла на образовавшейся зеленой площадке в виде пуговицы обитает взрослая личинка галлицы длиной около 1,5 мм.

Тело взрослой личинки оранжевое, состоит из 13 члеников. Ротовые органы рудиментарные и приспособлены для потребления только жидкой пищи. Дыхательная система состоит из пары грудных и семи пар брюшных дыхалец. Анальное отверстие расположено на вентральной стороне. На брюшной стороне среднегрудки имеется особое хитиновое образование — лопаточка, по наличию и форме которой нетрудно отличить личинок лиственничной галлицы от других личинок.

К середине августа личинки достигают 2 мм длины. Отдельные личинки в это время поднимаются с точки роста побега (основания галла, напоминающего пуговицу), чтобы плести кокон сбоку одного из листочков, образующих галл. Кокончики эти, нежные, однослойные, снежно-белого цвета, овальные, длиной около 2,5 и шириной около 1 мм, представляют собой выделения паутинных желез, растворяющиеся в кипящем растворе едкого калия.

Интересно отметить, что, несмотря на сравнительно раннее начало коконирования, конец его приходится на начало ноября, когда в Сибири наблюдается систематическое понижение температуры ниже нуля.

К зиме галловидное образование разрастается до 1 см высоты. Чешуи галла из красноватых становятся светлокоричневыми. Галл яйцевидно-конический, состоит из неплотно прилегающих чешуек. Его можно принять за цветок и допустить ошибку при прогнозировании урожая лиственнич-

ной шишки. Галлы сохраняются на дереве несколько лет. Смола, окутывающая галл, как это наблюдается при заражении других видов лиственницы, на сибирской и даурской лиственницах не выделяется.

В коконе зимует личинка, которая превращается в куколку ранней весной. Куколка типа pupa obtecta сложена на брюшную сторону, с толстыми щетинками на головной части и с шестью парами волосков на брюшных сегментах. Головная часть куколки темнобурая, брюшко оранжевое. Продолжительность куколочного периода — 7—10 дней.

В лесу куколки встречаются в течение третьей декады апреля. Перед выходом имаго куколка приходит в движение, кокончик разрывается. В большинстве случаев кокон вытаскивается комариком наружу, откуда легко сносится ветром, а внутри галла не остается видимых следов пребывания вредителя.

Несмотря на известную способность лиственницы производить дополнительные побеги за счет адвентивных почек, вред, причиняемый галлицей, зачастую бывает значительным. Галлица нападает на лиственничные деревья всех классов возраста, даже на 3-летние культуры. Деревья, зараженные вредителем, встречаются во всех типах леса и в степных посадках, в горной и равнинной тайге, в городах и селах, в естественных рощах и в искусственных посадках. Встречается галлица и на изолированно стоящих деревьях. Весьма часто она поражает целые лиственничные массивы, среди которых остаются почти не задетые вредителем деревья. Особенно много галлов бывает на деревьях, растущих на южных опушках, где поблизости расположен водоем.

Галлица заражает укороченные побеги и почки, заложенные в прошлом году. Побеги текущего года за редким исключением избегают заражения благодаря тому, что верхушечные почки лиственницы распускаются позже укороченных побегов, когда лёт галлицы уже прекращается. После вылета комариков укороченные побеги не репродуцируют хвою и усыхают. В случае заражения верхушечной почки она погибает, и прирост ветви прекращается. В год заражения почки на ней образуется половинное количество хвои.

Вред галлицы выражается в том, что на дереве погибает столько пучков хвои, сколько на нем образуется галлов. На сильно зараженных деревьях шишек не бывает. По многочисленным учетам галлов в Сонском лесхозе Хакасской автономной области, в Томске и Красноярске максимальное количество галлов на 1 дм прошлогодних побегов составило 30 шт., что означало гибель 98% укороченных побегов. Зараженные в такой степени деревья ассимилируют почти только за счет хвои на побегах текущего года. Потеря хвои на таком дереве по сравнению с незараженным составляет 90—95%. На нем много мертвых сучьев, а иногда погибает и все дерево. Анализ хода роста сильно зараженных деревьев указывает на снижение прироста.

Паразитами галлицы являются наездники-хальциды. Из зимующих галлов выведено четыре вида паразитов, два из которых относятся к роду Callimome; однако они не имеют существенного значения в ограничении численности хозяина. Из 5740 галлов, полученных из Сонского лесхоза от М. П. Иващенко и проведенных через лабораторию, дали паразитов только 219, т. е. меньше 4%.

Меры борьбы с лиственничной галлицей не разработаны, они затрудняются коротким периодом лёта комариков и скрытым образом жизни личинки, которая обитает внутри галла. Уничтожать личинок современными способами борьбы трудно. В особо ценных лиственничных массивах и в лесных культурах можно производить срезание и последующее сжигание галлов. Эту работу легче всего проводить зимой.

Обнадеживающие результаты могут дать опыливание дустами, а еще лучше — опрыскивание лиственницы минерально-масляными растворами ДДТ и ГХЦГ в период распускания хвои, а также биологический метод.

Определение галлицы произведено в Институте зоологии АН Казахской ССР. П. И. Мариковским, ценные советы и библиографические указания получены автором от А. А. Штакельберга, в сборе материалов автору большую помощь оказывала М. П. Иващенко. Всем им автор выражает глубокую благодарность.

Литература

Бей-Биенко Г. Я. (ред.), 1950. Определитель насекомых, повреждающих деревья и кустарники полезащитных полос, Изд-во АН СССР, М.

Гусев В. И. и Римский-Корсаков М. Н., 1951. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников Европейской части СССР, Гослесбумиздат.

Henschel, 1875. Die Larchenknospen-Gallmücke, Ctrbl. f. d. ges. Forstwis., 1.

Nußlin O. u Rümbler L, 1922. Forstinsectenkunde. Die Larchenknospen-Gallmücke (Cecidomyia kellneri Henschel).

Lanfer K. F., 1933. Die Larchenknospengallmücke Dasyneura laricis, Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges., 45.

Escherich K., 1941. Forstinsecten Mitteleuropas, Bd. V.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

СМЕЩЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ ГРАНИЦ ХОЛОДОВОГО И ТЕПЛОВОГО ОЦЕПЕНЕНИЯ У КОМНАТНОЙ МУХИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ИЗМЕНЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Ю. С. БАЛАШОВ

Кафедра зоологии беспозвоночных Ленинградского государственного университета

Изучение поведения различных групп насекомых в природе показало, что температурные границы их активности теснейшим образом связаны с температурным режимом окружающей среды. Так называемые константы активности насекомых оказались в действительности величинами, широко изменяющимися в зависимости от изменений окружающей температуры.

Большое количество работ, посвященных изучению активности комаров в природных условиях, установило смещение температурных границ зон активности для каждого вида в зависимости от изменения температурного режима в данной местности и в данное время. Весной и осенью, при более низких температурах воздуха, эти границы смещаются в сторону более низких температур, летом — в сторону более высоких температур (Благовещенский, Брегетова, Мончадский, 1943; Мончадский, 1946, 1946а).

Исследования А. В. Ликвентовым (1949) зерновой жужелицы Pseudophonus pubescens, И. А. Рубцовым (1935) одиночных сибирских саранчовых, К. Гертером (Herter, 1923, 1939) муравья Formica rufa и мухи Drosophila melanogaster, Ф. Боденгеймером и Д. Шенкин (Bodencheimer u. Schenkin, 1928) жуков Tribolium confusum и Rhizoperta dominica и ряд других работ, посвященных изучению предпочитаемых температур, вскрыли факт их значительного смещения под влиянием изменения температуры предварительного содержания насекомых. Б. М. Чумакова (1951), воспитывая жука Cryptolaemus montorouzieri при температуре в 25—27 и 18—19°, установила значительно бо́льшую холодостойкость у насекомых, содержавшихся при более низкой температуре. К. Мелленби (Mellanby, 1939) экспериментально выяснил, что у особей насекомых, предварительно содержавшихся 20 час. при более высоких температурах, температура холодового оцепенения лежит выше, чем у особей того же вида, находившихся в условиях более низкой температуры.

Интенсивное изучение комнатной мухи вскрыло, что оптимальные температуры ее активности в разных климатических зонах различны и повышаются с севера на юг (Ванская, 1947; Линева, 1950; Городецкий, 1942; Зимин, 1944; Hafes, 1941). В. П. Дербенева-Ухова (1940) пишет, что содержание мух в лаборатории в течение суток при разных температурах обусловливает сдвиг активности. В другой работе того же автора (1952) установлено, что личинки Musca domestica, воспитанные при 25 и 44°, соответственно имели нижний порог активности в 8 и 12° и верхний порог — в 45 и 48°. Детальное освещение этого вопроса с обзором имеющейся литературы дано в сводке А. С. Мончадского (1949).

Несмотря на значительное число работ в этой области, они, за немногими исключениями, имеют отрывочный характер и поэтому не могут дать всестороннее освещение вопроса. Недостаток экспериментальных данных о воздействии изменения температуры окружающей среды на смещение границ зоны активности у насекомых и побудил нас к проведению настоящего исследования. В своей работе мы поставили целью произвести экспериментальное исследование изменений температур холодового оцепенения и времени выживания при высоких температурах у комнатной мухи (Musca domestica) в зависимости от температур развития личинки и куколки и температуры содержания взрослой мухи.

Материал и методика

Исходным материалом для нашей работы послужили комнатные мухи, пойманные в Старом Петергофе и давшие кладки яиц в инсектариях. Кладки были разделены на две группы и помещены в термостаты, где поддерживались постоянные температуры в 18—20 и 32—35°. В каждом термостате при этих температурах было воспитано по нескольку поколений мух. Культура мух велась на молоке. У каждого поколения мух проводилось определение температуры холодового оцепенения. С этой целью мы помещали мух в стеклянный цилиндр с лабораторным термометром с делениями на 0,1°. Цилиндр с мухами помещали в большой бак, емкостью в 40 л. В него наливали воду с температурой в 18—20° и в течение 1 часа проводили ее постепенное охлаждение льдом до температуры в 2—3° во внутреннем цилиндре. Температуру холодового оцепенения определяли по прекращению у мухи всяких движений в ответ на прикосновение к ней стеклянной палочкой. В каждом опыте одновременно измеряли температуру холодового оцепенения двух-трех самок или самцов мух. Всего в каждом опыте мы измеряли температуру холодового оцепенения 50 самцов и 50 самок.

Для изучения действия высоких температ[illegible] нами измерялось время выживания мух при температурах от 44 до 54°. Мухи находились в специальном приемнике с постоянной относительной влажностью в 80%, поддерживаемой раствором КОН. Приемник находился в термостате с температурой, поддерживаемой с точностью до 0,1°.

Таблица 1

Сезонные изменения температур холодового оцепенения у комнатной мухи

Месяц	Т-ра холодового оцепенения в °С	
	♀	♂
Май	2,5	4,2
Июнь	3,0	5,0
Июль	4,6	5,6
Август	5,1	6,4
Сентябрь	3,5	5,2

Параллельно летом были измерены температуры холодового оцепенения у мух, отлавливаемых в естественной обстановке. Измерения производились подекадно, и для каждого месяца выводились общие средние.

Сезонные изменения нижнего порога активности

С мая по сентябрь нами проводились измерения температур холодового оцепенения у мух, пойманных на улице около свинарника. Из табл. 1 видно постепенное повышение температуры холодового оцепенения с мая по август и понижение ее в сентябре. Это в общем с небольшим отставанием совпадает с ходом средних летних температур в условиях Ленинграда. Самая низкая температура холодового оцепенения — в 2,5° для самок и 4,2° для самцов — наблюдалась у перезимовавших мух в мае. Наиболее высокой она была в августе.

Таким образом, у комнатной мухи наблюдаются четкие сезонные изменения в величине нижнего порога активности под влиянием сезонных изменений температуры окружающей среды.

Влияние температуры развития

Для исследования смещения температуры холодового оцепенения комнатных мух в зависимости от температур развития у насекомых, воспитанных при постоянных температурах 18—20 и 32—35°, на 2-й день после вылета производилось измерение температуры холодового оцепенения. Во всех опытах при понижении температуры до 1° гибели мух не наблюдалось, и при нагревании они быстро восстанавливали активность. Из температуры 18—20° было изучено пять поколений мух, из 32—35°— семь поколений. Полученные данные сведены в табл. 2.

Таблица 2

Температуры холодового оцепенения у мух, развивавшихся при 18—20 и 32—35°

Поколения	Пол	Мухи, развивавшиеся при 18—20°			Мухи, развивавшиеся при 32—35°		
		Т-ра холодового оцепенения в °С					
		средн.	макс.	мин.	средн.	макс.	мин.
1	♀	3,9	5,9	3,5	7,8	9,5	5,6
	♂	5,4	7,2	4,0	8,5	10,0	7,4
2	♀	3,8	5,5	3,0	7,7	9,0	5,5
	♂	4,7	6,5	4,0	8,6	9,5	7,0
3	♀	3,1	5,0	2,0	7,4	9,0	5,5
	♂	4,2	6,0	3,0	8,3	10,0	7,0
4	♀	3,2	4,5	2,0	7,1	9,0	5,6
	♂	4,1	6,0	3,2	8,1	10,0	6,5
5	♀	3,0	4,5	2,0	7,3	9,5	5,0
	♂	4,0	5,0	3,0	8,0	10,0	6,4
6	♀	—	—	—	7,5	8,8	5,0
	♂				8,2	10,2	6,6
7	♀	—	—	—	7,4	9,0	5,5
	♂				8,5	10,0	6,5

Температура холодового оцепенения мух, воспитанных при 18—20°, была у самок 3,0—3,9° и у самцов 4,0—5,4°, а у мух из 32—35° соответственно 7,1—7,9° и 8,0—8,9°. Разница в величине температур холодового оцепенения, обусловленная развитием мух при различии температур в 12—17°, достигает в наших опытах 4,0—4,1° для самок и 3,5—4,0° для самцов. Очень важно, что у мух, воспитываемых при низкой температуре, постепенно от поколения к поколению происходило понижение температуры холодового оцепенения. Средняя температура холодового оцепенения была в первом поколении у самок 3,9° и у самцов 5,4°, а в пятом поколении уже 3,0 и 4,0°. Еще показательнее смещение минимальных температур нижнего порога активности с 3,5 до 2,0°. Рис. 1 дает представление о характере сдвига у мух пятого поколения по сравнению с первым поколением. Этот эффект, несомненно, связан с развитием личинок мух в среде с температурами, значительно более низкими, чем в местах их выплода в естественной обстановке. В результате происходит приспособление мух к новым температурным условиям, и одним из проявлений этого процесса является изменение нижнего порога активности.

Наоборот, у мух, развивавшихся при температуре в 32—35°, близкой

к оптимальной, изменений нижнего порога от первого к седьмому поколению не наблюдается. Колебания температур холодового оцепенения не превышают 0,5° и не имеют закономерного характера. Лишь первое поколение имеет небольшое отклонение в связи со сдвигом средних температур развития ближе к 35°, но это является только лишним доказательством развиваемых здесь положений.

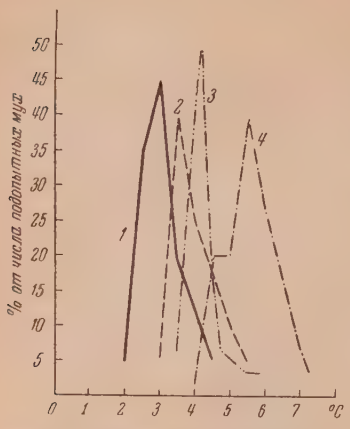


Рис. 1. Температуры холодового оцепенения мух первого и пятого поколений, развивавшихся при 18—20°

1 — самки и *2* — самцы первого поколения, *3* — самки и *4* — самцы пятого поколения

Большой интерес представляют значительные различия в температурах холодового оцепенения у самцов и самок. Нижний порог такового у самцов всегда лежит на 0,5—1,5° выше, чем у самок. При действии высоких температур самцы впадают в тепловое оцепенение и гибнут значительно раньше самок (рис. 4). Очевидно, у комнатной мухи, как и у ряда других насекомых, самцы обладают значительно меньшей чувствительностью к действию неблагоприятных факторов, в наших опытах — к низким и высоким температурам.

В результате проведенных опытов видно, что нижний порог активности мух колеблется в пределах нескольких градусов в зависимости от температурных условий развития и его ни в коем случае нельзя считать постоянной физиологической константой. Описанные в литературе различия в температурах активности у комнатной мухи в различных широтах, несомненно, также целиком определяются характером воздействия температуры окружающей среды в данной местности, а не наличием особых географических разновидностей или рас.

Влияние температуры содержания имаго

Установив зависимость температуры холодового оцепенения мух от условий развития личинки и куколки, мы провели исследование смещения ее в связи с предшествующими температурами содержания взрослых мух. С этой целью мухи, развивавшиеся при 18—20 и 32—35°, содержались определенное время при температурах в 32—35 и 18—20°, после чего производилось определение температуры холодового оцепенения. Результаты проведенных опытов сведены в табл. 3.

Табл. 3 и особенно рис. 2 дают ясное представление о величине и скорости смещения температур холодового оцепенения в зависимости от времени нахождения имаго в новых условиях. Пребывание мух, развивавшихся при 18—20°, в течение 3 суток в помещении с температурой в 32—35° повышает нижний порог активности у самок на 1,7—3,0° и у самцов на 1,1—2,8°. У насекомых же из 32—35°, после 3-суточного содержания при 18—20°, наоборот, происходит понижение температуры холодового оцепенения — у самок на 2,3—2,5° и у самцов на 2,6—2,9°. Смещение температуры холодового оцепенения происходит в основном в течение первых 6—72 час. экспозиции. Более длительные температурные воздействия почти не увеличивают эффекта. Дальнейшие незначительные изменения температуры холодового оцепенения уже в большей степени зависят от возраста, условий влажности, питания и других факторов, так как мухи уже приспособились к новым температурным условиям. Описанная реакция вырабатывается чрезвычайно быстро, и уже через 6 час. экспозиции происходит изменение нижнего порога активности на 0,4—1,1° для самок и 0,5—1,3° для самцов.

Таблица 3

Зависимость температуры холодового оцепенения от времени содержания мух при определенной температуре

Мухи, развивавшиеся при 18—20°								Мухи, развивавшиеся при 32—35°							
Поколение	Пол	Контроль	Время пребывания при 32—35° (в часах)					Поколение	Пол	Контроль	Время пребывания при 18—20° (в часах)				
			6	12	24	48	72				6	12	24	48	72
		Т-ра холодового оцепенения в °С								Т-ра холодового оцепенения в °С					
1	♀	3,9	—	—	—	—	5,6	3	♀	7,4	—	—	5,7	5,1	—
	♂	5,4					6,5		♂	8,3			6,5	5,8	
2	♀	3,8	—	—	—	—	5,8	4	♀	7,0	6,1	5,8	5,6	4,9	4,7
	♂	4,7					6,4		♂	8,1	7,4	6,6	6,2	5,4	5,5
4	♀	3,2	—	—	4,2	5,0	5,9	5	♀	7,2	6,5	6,1	—	—	—
	♂	4,1			5,9	6,4	6,6		♂	8,0	7,5	6,9			
5	♀	3,0	3,4	4,0	4,3	4,8	6,0	7	♀	7,3	6,3	6,1	5,8	5,2	4,9
	♂	4,0	4,7	5,3	5,8	6,1	6,8		♂	8,5	7,2	6,8	6,3	5,9	5,6

Таким образом, взрослые мухи могут очень быстро приспосабливаться и к непродолжительным изменениям температуры, часто происходящим в природе. Однако наши данные говорят, что несмотря на значительное смещение нижнего порога активности под воздействием температур предшествующего содержания, он все же остается у мух, помещенных на 3 суток в 18—20°, значительно выше, а в 32—35° — ниже, чем у насекомых, постоянно развивавшихся при данной температуре.

Видимо, температурные условия развития в значительной степени предопределяют характер колебаний нижнего порога активности под воздействием новых температурных условий.

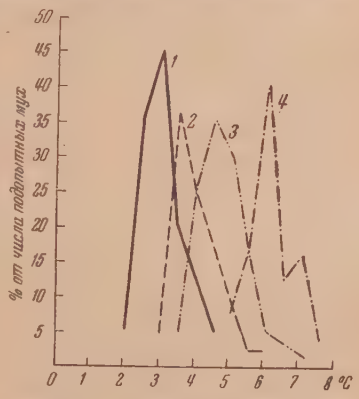


Рис. 2. Смещение температуры холодового оцепенения у самок мух, развивавшихся при 18—20°, в зависимости от времени нахождения в помещении с температурой в 32—35°

Температуры холодового оцепенения: *1* — контроль, *2* — 12 час. экспозиции, *3* — 48 час. экспозиции, *4* — 72 часа экспозиции

Влияние температуры развития предшествующих поколений

Уже отмеченное нами изменение холодостойкости от первого к пятому поколению у мух из 18—20° связано с их приспособлением к более низким температурам развития. У мух пятого поколения нижний порог активности, как видно из рис. 1, лежит значительно ниже, чем у первого поколения. Это интересное явление, как подтвердили наши дальнейшие опыты, является результатом наследования выработанной в условиях эксперимента довольно значительной холодостойкости у мух из 18—20°.

Для выяснения влияния температуры развития предшествующих поколений на температуру холодового оцепенения кладки яиц мух третьего поколения из 32—35° были перенесены в температуру в 18—20°, где и развились взрослые мухи. У исходных насекомых третьего поколения из 32—35° температура холодового оцепенения была 7,4° у самок и 8,3° у самцов. У их потомков, развивавшихся уже при 18—20°, она была

соответственно 4,6 и 5,9°. Произошло понижение температуры холодового оцепенения на 2,8 и 3,4°. Однако температура холодового оцепенения мух третьего поколения из 18—20° была 3,1° у самок и 4,2° у самцов, так что в опыте она оказалась на на 1,5 и 1,7° выше, чем у мух, два предшествующих поколения которых развивались при низкой температуре. Из рис. 3 видно, что кривая температур холодового оцепенения подопытных насекомых занимает промежуточное положение между кривыми таковых у мух третьего поколения из 18—20 и 32—35°.

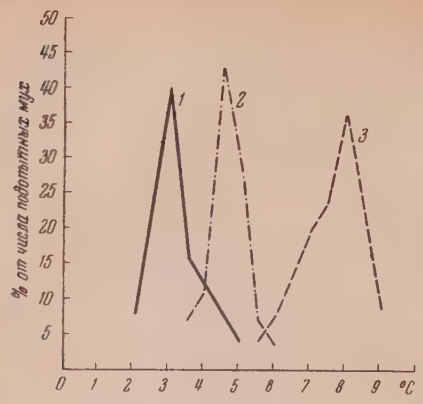


Рис. 3. Влияние температуры развития предшествующих поколений на температуру холодового оцепенения у самок комнатной мухи

Температуры холодового оцепенения: *1* — третье поколение из 18—20°, *2* — третье поколение из 32—35°, *3* — первое поколение из 18—20°, три предшествующие поколения которого развивались при 32—35°

Несомненно, что температурный режим развития предшествующих поколений оказывает сильное воздействие на величину нижнего порога активности у последующих поколений. При попадании мух в новые температурные условия развития этот фактор обусловливает довольно заметные различия в температурах холодового оцепенения по сравнению с насекомыми, на протяжении нескольких поколений развивавшимися при данной температуре. В этом сказывается различие наследственности, выработанной в различных температурных условиях развития у этих двух групп мух.

Время наступления теплового оцепенения

Для изучения влияния температурных условий развития на верхний порог активности мы определяли время сохранения активности при температурах от 45 до 53° для каждого градуса. Полное прекращение движений, т. е. наступление теплового оцепенения, в используемых в опыте температурах совпадало с моментом тепловой смерти, так что полученные нами данные одновременно характеризуют время выживания мух в указанных условиях. Мы не наблюдали ни одного случая оживания мух после впадения в тепловое оцепенение. В опыте использовались мухи десятого поколения из 18—20° и 32—35°. Для каждой температуры было определено время сохранения активности у 25 самцов и 25 самок из обеих групп насекомых. На рис. 4 указано среднее время сохранения активности при каждой температуре.

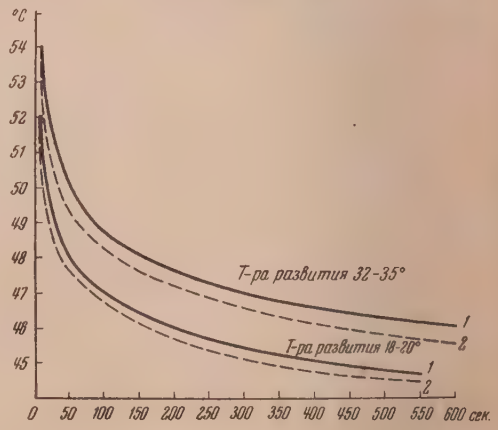


Рис. 4. Продолжительность сохранения активности у комнатных мух при высоких температурах

1 — самки, *2* — самцы

При изучении полученных кривых сразу же заметно резкое различие в устойчивости к высоким температурам двух групп мух. При 45° у мух

из 32—35° самки сохраняют активность в течение 1300 сек. и самцы 1120 сек., а из 18—20° — лишь 420 и 308 сек. При 50° первые сохраняют активность 46 и 30 сек, а вторые 15 и 11 сек. С дальнейшим повышением температуры различие начинает сглаживаться, и при 52—53° мухи обеих групп гибнут в течение 10 сек. от тепловой смерти. Таким образом, в пределах 45—50° насекомые из 32—35° выживают в три раза дольше, чем из 18—20°.

Результаты этих опытов свидетельствуют о значительной перестройке физиологических особенностей у мух под влиянием различного режима воспитания. Это является новым опровержением враждебной мичуринской биологии механистической точки зрения, считающей температуру пассивным фактором, способным лишь ускорять или замедлять биологические процессы, но не меняющим их природы.

Выводы

1. Весь полученный нами материал говорит об условности таких понятий, как постоянные верхний и нижний пороги активности у комнатной мухи. В действительности они находятся в прямой зависимости от температур предшествующего содержания и развития.

2. Температура холодового оцепенения мух определяется температурами развития личинки и куколки. Мухи, развивавшиеся при низких и при высоких температурах, соответственно имеют более низкую или высокую температуру холодового оцепенения. Различия в температурах развития в 12—17°, из которых одна была близка к оптимуму, а другая значительно ниже его, обусловливали в наших опытах различие в температуре холодового оцепенения между этими группами на 4,0—4,1° для самок и 3,5—4,0° для самцов.

3. Температура холодового оцепенения у имаго изменяется при нахождении их в различных температурах. Содержание мух, развивавшихся при 18—20°, в течение 3 суток при 32—35° повысило у них нижний порог активности на 1,7—3,0° для самок и 1,1—2,8° для самцов.

4. Изменения температуры холодового оцепенения наступают в первые 72 часа пребывания в новой температуре. В этот период величина изменений непосредственно зависит от времени воздействия. Экспозиция свыше 3 суток не вызывает дальнейших существенных изменений температуры холодового оцепенения.

5. Время сохранения активности при высокой температуре находится в зависимости от температурных условий развития. Насекомые из 32—35° живут при 45—50° почти в три раза дольше, чем из 18—20°.

6. Самцы обладают значительно меньшей устойчивостью к действию высоких и низких температур по сравнению с самками. Нижний порог активности у них на 0,5—1,5° выше, чем у самок.

7. Температурные пороги активности у комнатной мухи зависят от температурного режима развития предшествующих поколений.

Литература

Благовещенский Д. И., Брегетова Н. Г. и Мончадский А. С., 1943. Активность нападения комаров в природных условиях и ее суточный ритм, Зоол. журн., т. XXII, вып. 3.

Ванская Р. А., 1947. Численность Musca domestica L. и заболеваемость кишечными инфекциями в условиях города, по данным наблюдения за 5 лет, ЖМЭИ, 10.

Городецкий А. С., 1942. Комнатная муха (эпидемиологическое значение, экология и меры борьбы), Удмуртгосиздат, Ижевск.

Дербенева-Ухова В. П., 1940. Адаптация личинок Musca domestica L. к высоким температурам, Мед. паразитол., т. 9, вып. 5.— 1952. Мухи и их эпидемическое значение, Медгиз.

Зимин Л. С., 1944. Сезонные и суточные колебания численности мух в жилых помещениях в связи с температурой и влажностью, Проблемы кишечных инфекций, Сталинабад.

Ликвентов А. В., 1949. Суточные и сезонные изменения температурного преферендума жуков Pseudophonus pubescens Müll., Энтомол. обозр., XXX.
Линева В. А., 1950. Физиологический возраст и сезонный ход численности Musca domestica L. (автореф. дисс.), М.
Мончадский А. С., 1946. Активность нападения комаров на человека в природных условиях, Изв. АН СССР, серия биол., 2—3.— 1946а. Активность нападения и ее суточный ритм у комара Mansonia richiardii Fic., там же.— 1949. О типах реакций насекомых на изменения температуры окружающей среды, там же, 2.
Рубцов И. А., 1935. О предпочитаемых температурах саранчевых, Защита раст., 3.
Чумакова Б. М., 1951. Изменение требований к температурным условиям у теплолюбивых насекомых (Cryptolaemus montrouzieri Muls.) под влиянием воспитания, Журн. общ. биол., 4.
Bodencheimer F. S. u. Schenkin D., 1928. Über die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. I. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten, Zschr. vergl. Physiol., VIII, 1.
Hafes M., 1941. A study of the biology of the Egyptian common house fly Musca vicina Macq. (Diptera, Muscidae), Bull. Soc. fouadler Entomol., 25.
Herter K., 1923. Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille (Acheta domestia L.) und der roten Waldameise (Formica rufa L.), Biol. Ztrbl., XXXXIII, 3.
1939. Über den Temperatursinn der Insekten, Verch. 7. Intern. Kongr. Entomol., 2.
Mellanby K., 1939. Low temperature and insect activity, Proc. Roy. Soc., Ser. B, Biol. Sci., 849, 127.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

АРТРОПОДОЦЕНОЗ ЛЮЦЕРНОВОГО ПОЛЯ НА СЕВЕРЕ УЗБЕКИСТАНА

I. ОТРЯД ARANEI — ПАУКИ

В. В. ЯХОНТОВ

Кафедра энтомологии и зоологии Ташкентского сельскохозяйственного института

> ...Мы можем найти подчас весьма детальные характеристики таких биоценозов, как сухая тундра на Шпицбергене, заросли арктической ивы в Гренландии, прерии в Канаде и пр. и вместе с тем не найдем даже краткой биоценологической характеристики посевов основных сельскохозяйственных культур.
>
> *Г. Я. Бей-Биенко,*
> Записки Ленинградск. с.-х. ин-та,
> 1939, вып. 3, стр. 123

Люцерновое поле по разнообразию видового состава членистоногих является едва ли не самым богатым биотопом в условиях Узбекистана, несмотря на большую однородность растительного покрова. Изучение фауны Arthropoda люцерников имеет по этой причине интерес с общебиоценологической точки зрения. Изучение фауны членистоногих люцернового поля имеет также, несомненно, практическое значение, особенно теперь, когда в связи с введением хлопково-травопольного севооборота, люцерна, наряду с хлопчатником, занимает одно из первых мест в полевом хозяйстве Узбекистана.

Очень многие компоненты в комплексе членистоногих люцерника далеко не безразличны для этой культуры, являясь полезными (опылители, паразиты и хищники, живущие за счет вредных видов) или вредными видами, снижающими величину и качество урожая.

Даже массовые, вредящие на люцерне в Узбекистане виды членистоногих изучены к настоящему времени настолько недостаточно, что время от времени приходится говорить о «неожиданных» вспышках размножения того или иного вредителя. Плохое знание артроподоценоза люцернового поля не может не тормозить правильную организацию мер борьбы с комплексом вредных форм и мешает хоть сколько-нибудь планомерно подойти к вопросу о хозяйственном использовании видов полезных.

Что касается отряда пауков (Aranei), то эта группа членистоногих до последнего времени оставалась в Узбекистане почти не изученной. Большинство пауков, обитающих на люцерне, не безразлично в хозяйственном смысле, так как они, с одной стороны, загрязняют фуражную массу паутиной, а с другой — они способны уничтожить весьма значительное количество вредящих люцерне насекомых. С последним мы имели возможность ознакомиться при изучении люцернового слоника (Phytonomus variabilis Hbst.) и люцернового клопа (Adelphocoris lineolatus Goeze).

Настоящая работа проводилась в течение 2 лет в трех пунктах в окрестностях Ташкента: Кара-Су, учебное хозяйство Ташкентского сельскохозяйственного института и станция защиты растений Всесоюзного научно-исследовательского института по хлопководству. На каждом из пунктов один раз в шестидневку (кроме поздней осени и зимы) проводились «кошение» энтомологическим сачком по диагонали полей (по 25 взмахов при прохождении по каждой диагонали) и осмотр в трех местах по одной из диагоналей полей (в углу поля, на расстоянии $^1/_4$ диагонали и в центре поля) на площадках размером по 0,25 м² каждая. От начала до конца работы поля не менялись. Если в день учета проводился полив или выпадал дождь, пробы не брались. Собранные членистоногие фиксировались спиртом (отдельно с каждой диагонали и с каждой площадки).

В тех случаях, когда взятых в пробах животных по преимагинальным стадиям нельзя было определить, иногда производилось лабораторное воспитание личинок до имагинальной формы.

Сборы, произведенные в 1937 и 1938 гг., дают характеристику артроподофауны надземных частей люцерны не только с качественной, но и с количественной, динамической стороны, позволяя говорить о сезонной смене фауны и о сроках развития отдельных видов. Для видов, обитающих на люцерне в массовом количестве, наши материалы дают некоторое основание судить также о приближенном проценте гибели за период личиночного развития. Во многих случаях собранные материалы вскрывают характер связей между отдельными видами или их группами в биоценозе, они позволяют выделить случайных посетителей люцерны и виды, тесно связанные с этой культурой.

Среди собранных нами в окрестностях Ташкента на люцерне пауков имеется 12 видов, не отмеченных ранее для фауны Узбекистана, в том числе семь видов, новых для фауны всей Средней Азии, и один вид, новый для фауны всего Союза. Виды, новые для фауны всей Средней Азии, отмечены в приводимой таблице двумя звездочками (справа) и новые для Узбекистана — одной звездочкой. Вид, новый для СССР, отмечен тремя звездочками.

За произведенное по нашей просьбе определение видового состава собранных пауков пользуюсь случаем выразить свою глубокую признательность Д. Е. Харитонову.

В окрестностях Ташкента на люцерне было собрано за период работы 529 экз. пауков 36 видов, принадлежащих к 11 семействам (см. таблицу).

Анализируя приведенную таблицу сборов, мы приходим к следующим выводам:

1. Заселенность люцерны пауками в различных местах в окрестностях Ташкента примерно однородна (за 24 дня сборов на участке СТАЗРА получено 223 экз., за 22 дня сборов в учхозе — 142 экз. и за 22 дня сборов на Кара-Су — 164 экз.).

2. Видовое богатство Aranei в трех пунктах работы также сравнительно мало различается (на участке СТАЗРА собрано 25 видов, в учхозе — 19 видов и на Кара-Су — 26 видов). Различия в видовом составе относятся лишь к видам, представленным единичными экземплярами.

3. Отдельные виды пауков представлены на всех пунктах в процентных отношениях, сравнительно мало отличающихся друг от друга. Особенно это относится к видам, встречающимся в значительном количестве.

4. Явно господствующими и типичными для люцерников в окрестностях Ташкента видами пауков являются Oxyopes lineatus Latr. (34,21% в сборах) и Xysticus sp. (33,46% в сборах). На люцерне обитает также значительное количество Cheiracanthium pennyi (O. Cambr.) (в сборе 2,27% взрослых и 9,64% молодых экземпляров, которые предположитель-

Название семейства	Название вида	Колич. собранных пауков						Общее колич. экз.	% ко всему сбору
		СТАЗРА		Учхоз		Кара-Су			
		абс.	%	абс.	%	абс.	%		
Pisauridae	Pisaura mirabilis (Cl.), 1757	1♀	0,45	0	0	0	0	1	0,19
	Pisaura sp.	1 juv.	0,45	0	0	0	0	1	0,19
Lycosidae	Pardosa agrestis (Westr.), 1861*	2♀	0,9	1♀	0,7	0	0	3	0,57
	P. monticola (Clerck), 1757, Var.** . .	0	0	1♂	0,7	1♂, 1 juv.	1,22	3	0,57
	Pardosa sp.	1 juv.	0,45	2 juv.	1,41	0	0	3	0,57
Oxyopidae	Oxyopes lineatus Latr., 1806*	1♂, 2♀, 78 juv.	36,32	3♂, 6♀, 33 juv.	29,58	58 juv.	35,36	181	34.21
	O. lineatus var. nigripalpis Kulez . . .	0	0	0	0	1♂	0,61	1	0,19
	O. ramosus (Panz.), 1804**	3 juv.	1,35	1♀	0,7	1♂, 1♀, 2 juv.	2,44	8	1,51
	Oxyopes sp.	2 juv.	0,9	6 juv.	4,22	1 juv.	0,61	9	1,70
Dictynidae	Dictyna sedilloti Sim. (D. latens Bsb.)	1♀	0,45	0	0	0	0	1	0,19
Theridiidae	Lithyphantes albomaculatus (De-Geer), 1778*	1♂	0,45	0	0	0	0	1	0,19
Linyphiidae	Linyphia pusilla (Sund.), 1830	0	0	0	0	1♀	0,61	1	0,19
	Linyphiidae gen. sp.	0	0	1 juv.	0,7	0	0	1	0,19
Argyopidae	Argyope bruennichi (Scop.), 1772** . .	0	0	0	0	1♂	0,61	1	0,19
	Araneus adiantus (Walck.), 1802	1 juv.	0,45	0	0	1♀	0,61	2	0,38
	Mangora acalypha (Walck.), 1802 . . .	1♀	0,45	0	0	1♀	0,61	2	0,38
	Singa lucina (Aud.), 1827**	0	0	0	0	1♂	0,61	1	0,19
	Hypsosinga sp.	0	0	1 juv.	0,7	0	0	1	0,19
	Tetragnatha sp.	0	0	0	0	1 juv.	0,61	1	0,19
Drassidae	Drassodes sp.	0	0	1 juv.	0,7	1 juv.	0,61	2	0,38

Продолжение

Название семейства	Название вида	Колич. собранных пауков						Общее колич. экз.	% ко всему сбору
		СТАЗРА		Учхоз		Кара-Су			
		абс.	%	абс.	%	абс.	%		
Thomisidae	Philodromus aureolus (Cl.) 1757	0	0	0	0	2 juv.	1,22	2	0,38
	Philodromus sp.	2 juv.	0,9	0	0	2 juv.	1,22	4	0,75
	Thanatus sp.	7 juv.	3,13	1 juv.	0,7	0	0	8	1,51
	Paratibellus oblongiusculus (Luc.), 1846*	0	0	0	0	1♂, 1♀	1,22	2	0,38
	Runcinia lateralis (C. L. K.), 1838 . . .	1♀, 1 juv.	0,9	3 juv.	2,11	1♂, 2 juv.	1,83	8	1,51
	Thomisus albus (Gmelin), 1771	4 juv.	1,79	1 juv.	0,7	1♀, 3 juv.	2,44	9	1,70
	Xysticus cristatus (Cl.), 1757	2♀	0,9	1♂, 1♀	1,41	6♀	3,66	10	1,89
	X. pini (Hahn.), 1831**	1♂, 2♀	1,35	0	0	1♂, 1♀	1,22	5	0,95
	X. sabulosus (Hahn.), 1831	2 juv.	0,9	1♂, 1 juv.	1,41	1♀	0,61	5	0,95
	Xysticus sp.	78 juv.	34,98	55 juv.	38,73	44 juv.	26,83	177	33,46
Clubionidae	Cheiracanthium pennyi (O. Cambr.), 1872**	3♂	1,35	2♂	1,41	5♂, 2 juv.	4,27	12	2,27
	Ch. seidlitzi (L. Koch.), 1864*	1♀	0,45	1♀	0,7	2♀, 1 juv.	1,83	5	0,95
	Cheiracanthium sp.	20 juv.	8,97	18 juv.	12,68	1♀, 12 juv.	7,93	51	9,64
	Clubiona sp.	1 juv.	0,45	0	0	0	0	1	0,19
Attidae	Heliophanus flavipes (Hahn.), 1831 . .	1♀	0,45	0	0	1♀	0,61	2	0,38
	Heliophanus sp.	2 juv.	0,9	0 juv.	0,7	1 juv.	0,61	4	0,75

Примечание. До сего времени P. agrestis (Westr.) и O. lineatus Latr. в пределах Средней Азии были отмечены только в Алайском хребте (Schmidt, 1895). Lithyphantes albomaculatus (De-Geer) был зарегистрирован в Оше (Кронеберг, 1875). Нам неизвестны указания на обнаружение Dictyna sedilloti Sim. в пределах СССР. В списке русских пауков Д. Е. Харитонова этот вид отсутствует (Харитонов, 1932). В пределах Средней Азии Cheiracanthium seidlitzi (L. Koch.) и Paratibellus oblongiusculus (Luc.) были отмечены ранее лишь в пределах Туркмении (Simon, 1889, 1899). Повидимому, взятые нами молодые экземпляры рода Cheiracanthium C. L. Koch все или почти все принадлежат к виду Ch. pennyi (O. Cambr.).

но относятся к тому же виду). Остальные виды пауков на люцерне встречаются в весьма малых количествах.

5. Среди представленных в сборах с люцерновых полей 11 семейств пауков наибольшим видовым разнообразием обладают семейства Thomisidae (шесть родов, десять видов) и Argyopidae (шесть родов, шесть видов). Эти семейства в фауне СССР вообще являются, наряду с семейством Lycosidae, процветающими, насколько об этом можно судить по видовому разнообразию объединяемых ими видов (Харитонов, 1932).

6. Судя по количеству имагинальных и молодых форм в сборах (68 экз. имаго и 461 экз. молодых), следует полагать, что довольно высокий процент пауков, встречающихся на люцерне, не доживает до имагинального состояния; в частности, это относится к Oxyopes lineatus Latr. (12 взрослых и 169 молодых), к Xysticus sp. (177 молодых; взрослые же пауки всех видов этого рода имеются в наших сборах всего в количестве 16 экз.).

7. Что касается видов, обитающих на люцерне в значительном количестве, то они присутствуют здесь в течение всего сезона. Зимуют они, повидимому, в молодом возрасте. Взрослые формы пауков начинают появляться на люцерновых полях только с 20-х чисел апреля, в августе они уже исчезают, за исключением Xysticus sabulosus (Hahn.), который появляется во взрослом состоянии только в сентябре и октябре.

Взрослые формы были отмечены для Pisaura mirabilis (Cl.) 23 апреля; для Pardosa agrestis (Westr.) — 28 мая и 5 августа; для P. monticola (Clerck.) — 16 апреля (при одновременном обнаружении молодых особей) и 23 мая; для Oxyopes lineatus Latr.— с конца мая до середины июля (причем с половины июня одновременно имелись и молодые особи); для O. lineatus var. nigripalpis Kulez — 4 июля; для O. ramosus (Panz.) — 15 и 27 мая и 4 июля; Dictyna sedilloti Sm. взрослый найден 4 июля, так же как и Lithyphantes albomaculatus (De-Geer); Linyphia pusilla (Sund.), Argyope bruennichi (Scop.) и Araneus adiantus (Walck.) — 10 июля; Mangora acalypha (Walck.) во взрослом состоянии найден 28 апреля и 22 мая, Singa lucina (Aud.) — 28 апреля, Paratibellus oblongiusculus (Luc.) — 27 мая и 4 июля, Runcinia lateralis (C. L. K.) — 4 июля и 10 июля, Thomisus albus (Gmelin) — 10 июля; Xysticus cristatus (Cl.) во взрослом состоянии встречается на люцерне с половины апреля по конец мая, X. pini (Hahn.) — во вторую половину апреля; X. sabulosus (Hahn.) отмечен в стадии имаго 4 сентября и 17 октября; Cheiracanthium pennyi (Cambr.) отмечен во взрослом состоянии 22 и 28 апреля, 28 мая, 16 и 28 июля; Ch. seidlitzi (L. Koch.) — 9, 10, 11 и 16 апреля; Heliophanus flavipes (Hahn.) — 5 и 28 мая.

В заключение следует сравнить результаты, полученные при нашей работе обоими методами (методом площадок и методом «кошения»). Из 529 экз. пауков, собранных на люцерне, 435 экз. было взято при «кошении» и 94 экз.— при осмотре пробных площадок. Поскольку 50 взмахов сачка нашего размера захватывают площадь, примерно равную 37,5 м², то если бы при этом в сачок попадали все пауки, мы должны были бы получить несравненно большее количество экземпляров. Однако в сачок при «кошении» попадают исключительно те пауки, которые находятся в верхних частях стеблей; кроме того, вероятно, паутинные гнезда пауков служат также некоторым (хотя и небольшим) препятствием для сборов. Все массовые виды пауков и большинство видов, встречавшихся в единичном количестве, однако, представлены и в наших сборах, полученных также методом «кошения»; лишь Tetragnatha sp., Hypsosinga sp., не определенный вид из семейства Linyphiidae, Linyphia pusilla (Sund.) и Argyope bruennichi (Scop.), каждый из которых обнаружен в количестве всего 1 экз., отсутствуют в сборах, полученных по методу «кошения». Это приводит нас к еще одному выводу:

8. Большинство пауков люцернового поля держится не на верхних частях стеблей и, следовательно, питается насекомыми, обитающими в основном не на периферии растений. В верхних частях стеблей, однако, хотя и в меньшем количестве, встречаются пауки большинства (если не всех) видов.

Литература

Кронеберг А., 1875. Пауки. Путешествие в Туркестан А. П. Федченко, Изв. Общ-ва любит. естествозн., антропол. и этногр., XIX, вып. 3.

Харитонов Д. Е., 1932. Каталог русских пауков, Приложение к т. XXXII Ежегодн. зоол. музея АН СССР.

Schmidt P., 1895. Beitrag zur Kenntniss der Laufspinnen (Araneae Citigradae Thor.) Russlands, Zool. Jb., Abt. Syst., VIII.

Simon E., 1889. Arachnidae transcaspicae ab Radde Walter et Conchin inventae, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, XXXIX.— 1899. Araneae Transcaspicae, Museum caucasicum, Tiflis.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ВЫЯВЛЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ПИТАНИЯ РЫБ ПУТЕМ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА (ПРЕИМУЩЕСТВЕННО НА ПРИМЕРЕ ОКУНЕВЫХ)

К. Г. КОНСТАНТИНОВ

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

I

Исследование питания рыб связано с рядом дополнительных трудностей по сравнению с исследованием питания наземных животных, в частности высших позвоночных. В отличие от последних, рыбы не оставляют в природной обстановке следов питания (погрызов, запасов пищи, погадок, экскрементов), которые можно было бы отыскать и проанализировать. Совершенно подчиненное значение имеет и метод непосредственного наблюдения за питанием рыб в естественных условиях.

Почти все работы по питанию рыб выполнены путем анализа содержимого кишечников [1]. Не касаясь вопроса о точности и достоверности различных способов оценки содержимого кишечников, отметим, что даже при самой совершенной методике можно установить лишь состав пищи, съеденной рыбой в данной конкретной обстановке. Между тем иногда бывает важнее знать несколько иное, именно, — чем вообще способна питаться интересующая нас рыба, какие пищевые объекты наиболее для нее пригодны. Этот вопрос становится особенно актуальным при коренном преобразовании водоемов, при изменении видового состава обитающих там рыб и их кормовых объектов (путем рыбоводных и охранных мероприятий, рационализации промысла, истребления вредных и акклиматизации полезных видов, борьбы с загрязнением водоема и т. д.). В. В. Васнецов (1948) пишет: «...Для создания нового характера водоема или изменения его фауны, для обеспечения питания промысловых рыб и их молоди необходимо знать закономерности смены и те потенциальные возможности питания, которые имеются у того или иного вида рыбы». Действительно, питание каждого вида варьирует по районам и сезонам, и в любом конкретном случае проявляется лишь часть потенциальных возможностей питания. При вскрытии даже очень большого количества экземпляров рыб, пойманных в разных водоемах и стациях в разные годы и сезоны, потенциальные возможности питания все-таки не будут полностью выявлены, так как в ареале данной рыбы состав пищевых объектов ограничен и возможно введение новых.

Мы полагаем, что существуют (и практикуются) по меньшей мере два способа выявления потенциальных возможностей питания рыбы. Первый способ — экспериментальный; предлагая подопытной рыбе различный корм и отмечая результат, можно получить представление о наборе воз-

[1] Для сравнения укажем, что в одной из типичных работ по питанию бурого медведя использовано только семь желудков и более 400 следов питания зверя в природной обстановке (Бюлл. МОИП, 1951, т. LVI, вып. 4).

можных пищевых объектов. Этот путь облегчает изучение избирательности питания рыбы, суточного ритма, рациона и т. д., а также создает технические удобства для попутного проведения и чисто физиологических исследований по пищеварению и обмену веществ у рыб.

Приведем два примера успешного применения экспериментального метода. Б. И. Черфас (1950) сообщает о серии опытов, доказывающих, что окунь, вопреки широко распространенному мнению, отнюдь не является пожирателем икры. Этот практически очень важный вывод вполне согласуется с материалами Репера (Röper, 1936) по вскрытию кишечников окуня. Другим весьма обнадеживающим примером служит работа Б. С. Грезе (1939), исследовавшего питание окуня-сеголетка планктонными организмами в условиях аквариума.

Но экспериментальный метод имеет и ряд слабых сторон, главнейшая из которых невозможность полностью воспроизвести естественную обстановку, а следовательно, и естественные реакции рыбы на корм. В частности, именно на окуня довольно резко влияют условия содержания в аквариуме. В опытах Б. С. Грезе (1939) отдельные экземпляры совершенно отказывались принимать какую бы то ни было пищу. Н. С. Строганов (1939) подчеркивает исключительную пугливость и «нервность» окуня, порою приводящие к шоку со смертельным исходом. Л. В. Арнольди и К. Р. Фортунатова (1937) отмечают отказ от пищи многих помещаемых в аквариум морских рыб. Определение рационов в аквариальных условиях обычно дает результаты, сильно уклоняющиеся от полученных в естественной обстановке (Новикова, 1949).

Второй путь выявления потенциальных возможностей питания рыбы — изучение строения ее органов и систем, связанных с захватом, поглощением и перевариванием пищи. Изучая морфологические особенности рыбы, принципиально возможно предвидеть набор пригодных для нее пищевых объектов.

Уже Зуста (Susta, 1888), в практических целях изучая питания прудовых рыб, находил в строении их органов и систем указания на способ питания и характер наиболее подходящей пищи.

То, что у Зуста было лишь намеком, выросло в самостоятельное направление в работах В. В. Васнецова и его сотрудников. Выполненные ими исследования выявляют конкретную зависимость между строением систем и органов, связанных с питанием, и характером поглощаемой пищи. Например, основываясь на строении ротового аппарата, глоточных зубов, пищеварительного тракта и т. д., В. В. Васнецов указал для сазана возможность питания твердыми семенами растений. Анализы содержимого кишечников сазана из естественных водоемов не смогли привести к такому заключению; в то же время в прудовых хозяйствах сазана (и карпа) с успехом подкармливают жмыхами, зерном, лупином и т. д. Практический критерий подтверждает, таким образом, правильность подхода В. В. Васнецова.

Примером успешного сочетания обоих способов исследования питания рыб — экспериментального и морфологического — служат работы А. П. Андрияшева (Андрияшев, 1944, 1944а, 1944б, 1944в, 1945, 1946; Андрияшев и Арнольди, 1945). Только при объединении этих способов с обычным путем изучения питания рыб — анализом содержимого кишечников — можно достигнуть действительно полного выявления потенциальных возможностей питания рыбы.

II

Потенциальные возможности питания не остаются постоянными на протяжении индивидуального развития. Для многих видов рыб найдены, изучены и описаны этапы развития, характеризующиеся специфическими особенностями строения и, следовательно, специфическими возможностями питания. До работ В. В. Васнецова каждый исследователь питания

рыб произвольно выделял возрастные или размерные группы, и сопоставление материалов разных авторов оказывалось затруднительным. Так, В. Терентьев (1937) описывает питание следующих размерных категорий окуня: 0—5 см, 6—10 см, 11—15 см, 16—17 см, 18—20 см, 21—30 см; совершенно непонятно, чем руководствовался автор при выборе таких интервалов. Подход, практикуемый В. В. Васнецовым, позволяет вести изучение питания рыб не по произвольно выхваченным размерным категориям, а по объективно существующим этапам индивидуального развития.

Вскрытие специфики питания рыб на каждом этапе нередко оказывается чрезвычайно важным практически — например, при выращивании молоди в рыбхозах.

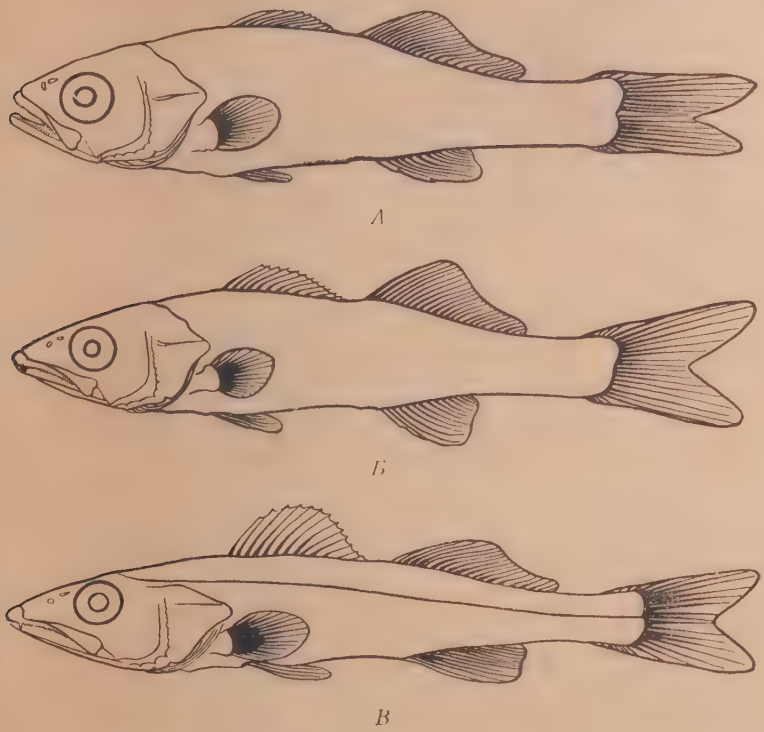


Рис. 1. *А* — судак на этапе развития VIII, *Б* — то же, на этапе IX, *В* — то же, на этапе X

Рыбхозы, или нерестово-вырастные хозяйства, создаются в низовьях больших рек для обеспечения воспроизводства промысловых рыб; особенно важное значение приобретают рыбхозы в условиях зарегулированного стока. Из полупроходных рыб в рыбхозах успешно разводятся вобла, лещ, сазан и судак.

Практика показывает, однако, что судак-сеголеток хорошо растет в рыбхозах только в первый, относительно краткий, период жизни, пока типичным является планктонное питание. Затем делается необходимым переход на питание рыбой. Так как подходящие по размерам личинки рыб в рыбхозах практически отсутствуют, рост судака резко замедляется.

Признано целесообразным подкармливание судака-сеголетка личинками карповых рыб (например, воблы), специально разводимыми во «вспомогательных» рыбхозах (менее эффективен пропуск в рыбхоз «диких» личинок с ближайших полоев). Однако недопустимо ни слишком раннее,

ни слишком позднее введение личинок в рыбхоз. В первом случае они не будут поедаться судачком, затем окажутся для него слишком крупными и вместо пищевых объектов сделаются пищевыми конкурентами. Во втором случае судачок, своевременно не получая рыбной пищи, начнет отставать в росте, упитанности и жизнестойкости и после выпуска в реку не найдет подходящих по размерам мальков для своего питания.

Исходя из данных морфологического анализа, мы установили, что переход судачка на питание рыбой становится возможным по достижении определенного этапа развития, обозначаемого нами как этап IX. Уже по внешнему облику судачка видно, что при переходе с этапа VIII на этап IX наступают существенные морфологические преобразования: форма тела

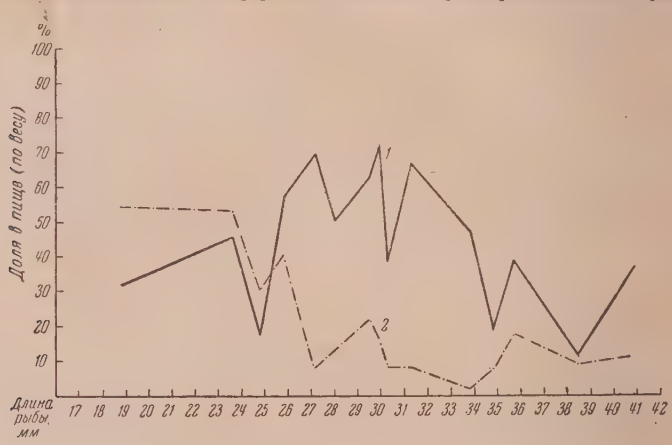


Рис. 2. Содержание Bosmina и Copepoda в пище судака-сеголетка (по группам в пять рыб)

1 — Copepoda, *2* — Bosmina

делается прогонистой, характерной для быстро движущегося хищника; на челюстях обособляются «клыки»; увеличивается относительный размер некоторых плавников и т. д. (рис. 1). Кроме того, появляется шиповатость на жаберных тычинках, умножаются жаберные лепестки, увеличивается мешок желудка. Все эти преобразования говорят о возможности перехода на питание крупной и подвижной добычей, в частности личинками рыб. Вскрытие пойманных в природе экземпляров подтверждает, что, питаясь на этапе VIII исключительно беспозвоночными (главным образом планктическими ракообразными), судачок на этапе IX предпочитает рыбу. Так, в кишечниках судачков из одного и того же участка поймы р. Маныча (по сборам 1947 г.) на этапе VIII оказывался планктон, а на этапе IX — почти исключительно личинки рыб. Отметим, что в пойме р. Маныча личинки карповых рыб были чрезвычайно многочисленны; если же их мало или нет совсем, судачок на этапе IX может продолжать питание планктоном. В затонах р. Волги у Саратова в 1950 г. основной пищей судачков и на этапе VIII и на этапе IX оставался планктон (очень редко — личинки хирономид). Однако на этапе VIII наибольшее значение в пище судака имели Cladocera, на этапе IX на первое место вышли Copepoda. Из рис. 2 видно, как резко меняется весовое соотношение между главным представителем ветвистоусых — Bosmina и группой Copepoda при достижении судачком длины в 25 мм. Именно к этому размеру и приурочен переход судака на этап IX, т. е. приобретение особенностей строения и поведения, позволяющих питаться добычей более крупной и подвижной, чем на предыдущем этапе развития. Из табл. 1 видно, что на этапе IX в пище судака увеличивается количество крупных, подвижных и придонных объектов при уменьшении количества мелких пелагических форм.

На следующем этапе — X — судачок, как правило, совершенно не потребляет планктона и, повидимому, даже не реагирует на него. В обследованных нами затонах близ Саратова кишечники судачков на этапе X были либо пусты, либо содержали мальков семейства Percidae. Следовательно, даже при наличии в водоеме обильного планктона, судачки на этапе X его практически не потребляли. Табл. 2 иллюстрирует резкое изменение питания судачка при переходе с этапа IX на этап X; приведены данные по 20 экз., относящимся к концу этапа IX и началу этапа X.

Таблица 1

Среднее количество главных пищевых объектов на одного судака

Наименование объекта	Этап развития судака	
	VIII	IX
Daphnia	1,27	1,03
Bosmina	14,13	11,03
Rhynchotalona . .	0,80	1,65
Leptodora	0,07	0,60
Copepoda	1,67	7,48
Chironomidae . .	0,07	0,18

Итак, для судачка на этапе VIII характерно питание планктоном, на этапе IX — предпочтение рыбы, но при сохранении способности к планктонному питанию (с вероятным отставанием в росте), на этапе X — питание почти исключительно рыбой. Другими словами, на этапе IX судак оказывается факультативным хищником, на этапе X — типичным хищником. Оговариваемся, что такие крупные и подвижные организмы, как креветки и мизиды, а также некоторые представители бентоса, могут потребляться судачком и значительно позже (Чугунова, 1931; Майский, 1939; Фортунатова, 1949).

Следовательно, рыбовод должен вводить в рыбхоз рыбную подкормку,

Таблица 2

Содержимое кишечников судаков-сеголетков из затонов р. Волги в районе Саратова (1950 г.)

Длина судака в мм	Вес судака в мг	Этап развития	Наименование и количество проглоченных объектов
38,1	410		Daphnia—3, Bosmina—39, Copepoda 7, Chironomidae imago—1
38,3	530		Карповая рыба, L=15 мм
38,5	420		Bosmina—5, Leptodora—6, Copepoda—2
38,6	430		Daphnia—2, Bosmina—5, Leptodora—1, Copepoda—1
38,8	400	IX	Leptodora—1
38,9	440		Bosmina—10, Copepoda—9
40,6	500		Daphnia—1, Bosmina—9, Rhynchotalona—1, Copepoda—5
41,0	470		Leptodora—1
41,0	530		Bosmina—2, Leptodora—1, Copepoda—3
43,3	590		Bosmina—14, Leptodora—1, Copepoda—2
43,4	560		Copepoda—2, окунь, L=18 мм
44,0	690		Ерш, L=18 мм
44,7	690		Rhynchotalona—1
45,0	780		Судак, L=27 мм
45,5	660	X	Пустой кишечник
45,5	800		Судак, L=28 мм
46,5	700		Пустой кишечник
47,8	930		Окунь, L=19 мм
52,7	1090		Пустой кишечник
57,1	1500		Песчинки

когда выращиваемый судачок в массе переходит на этап IX, и во всяком случае не позже массового перехода судачка на этап X. Опознать нахождение судачка на этих этапах развития нетрудно по морфологическим особенностям, даже только внешним; так, при переходе на этап IX появляется зачаточная чешуя (сначала в хвостовом отделе тела), при переходе на этап X замыкается канал боковой линии. Распознавание этапа развития облегчается довольно строгой приуроченностью границ каждого этапа к определенным размерам рыбы. Так, переход от этапа VIII к этапу IX у судака совершается в среднем при длине 25 мм, переход от этапа IX к этапу X — при длине 43 мм. Следя за ростом и развитием судачка в рыбхозе, нетрудно установить желательный срок начала рыбной подкормки — именно, когда судачок в массе достигает длины 25 мм. Допустим и перевод судачка на рыбную пищу по достижении длины 43 мм; почти такие же рекомендации дает Б. И. Черфас (1950).

Выводы

1. Одним из способов выявления потенциальных возможностей питания рыбы является анализ ее строения, в частности строения органов и систем, непосредственно связанных с захватом, поглощением и перевариванием пищи.

2. На каждом этапе развития рыбы ее строение, а следовательно, и возможности питания специфичны; это необходимо учитывать при решении рыбохозяйственных задач.

Литература

Андрияшев А. П., 1944. Способы добывания пищи у морского ерша (Scorpaena porcus L.), Журн. общ. биол., т. V, № 1.— 1944а. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима, там же, № 2.— 1944б. Способы отыскания пищи у султанки (Mullus barbatus ponticus Essip.), там же, № 3.— 1944в. О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата каспийских рыб, Зоол. журн., т. XXIII, вып. 6.— 1945. О работе глоточного аппарата у некоторых хищных пелагических рыб, Природа, № 2.— 1946. Об упрощениях в строении и функции глоточного аппарата некоторых растительноядных рыб, Зоол. журн., т. XXV, вып. 4.

Андрияшев А. П. и Арнольди Л. В., 1945. К биологии питания некоторых донных рыб Черного моря, Журн. общ. биол., т. VI, № 1.

Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р., 1937. К экспериментальному изучению питания рыб Черного моря, ДАН СССР, т. X, № 8.

Васнецов В. В. (ред.), 1948. Сб. «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития», М.—Л.

Грезе Б. С., 1939. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком, Изв. ВНИОРХ, т. XXI.

Майский В. Н., 1939. Влияние хищников на рыбное население Азовского моря, Зоол. журн., т. XVIII, вып. 2.

Новикова Н. С., 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях, Вестн. МГУ, № 9.

Строганов Н. С., 1939. Действие температуры на соотношение процессов газообмена у окуней (Perca fluviatilis), Физиол. журн. СССР, т. XXVI, вып. 1.

Терентьев В., 1937. Влияние щуки и окуня на запасы промысловых рыб Волго-Каспийского района, Рыбн. хоз-во, № 9.

Фортунатова К. Р., 1949. Некоторые данные по биологии питания хищных рыб в дельте р. Волги, Зоол. журн., т. XXVIII, вып, 5.

Черфас Б. И., 1950. Рыбоводство в естественных водоемах, Пищепромиздат, М.

Чугунова Н. И., 1931. Биология судака Азовского моря, Тр. Азовско-Черноморск. н.-пром. экспедиции, вып. 9.

Röper K. C., 1936. Ernährung und Wachstum des Barsches (Perca fluviatilis L.) in Gewässer Mecklenburgs und der Mark Brandenburg, Zschr. f. Fischerei, Bd. XXXIV, Hft. 4.

Susta J., 1888. Die Ernährung des Karpfen und seiner Teichgenossen, Stettin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ПИТАНИЕ И РОСТ МАЛЬКОВ КЕТЫ В ПРЕСНЫХ ВОДАХ

В. Я. ЛЕВАНИДОВ

Амурское отделение Всесоюзного Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии

ВВЕДЕНИЕ

В настоящем сообщении приводятся экспериментальные данные по питанию и росту молоди амурской осенней кеты в период, предшествующий скату ее из нерестовых водоемов.

Трофология молоди лососевых еще слабо изучена. Для тех видов лососей, которые служат объектами искусственного разведения, правда, установлены практические рыбоводные кормовые коэффициенты, но они относятся в первую очередь к различным искусственным кормам (селезенке, говядине, лососевым консервам и т. д.). Ф. В. Крогиус и Е. М. Крохин (1948) определили суточный рацион молоди красной (Oncorhynchus nerka Walb) в пресных водах. Кормовые коэффициенты при питании мальков форели бентическими животными установлены Корнелиусом (Cornelius, 1933).

Спектр питания мальков кеты по вскрытиям зафиксированных желудков описан в работах А. С. Константинова (1951), Л. И. Сынковой (1951) и В. Я. Леванидова и И. М. Леванидовой (1951).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты проводились на Тепловском рыбоводном заводе. Завод стоит на Теплом оз., входящем в систему р. Биры — левого притока Амура.

Для опытов использовались мальки, выведшиеся из икры, инкубированной на заводе, и мальки естественного нереста.

Опыты проводились в цельностеклянных аквариумах на 3—12 л. Для каждого опыта использовалось от одного до шести мальков кеты. На дне аквариумов не было никакого грунта. Температура воды в опытах составляла 5,5—9° в тех случаях, когда аквариум помещался непосредственно в воду протоки.

В другой серии опытов аквариумы стояли над водой в помещении инкубационного цеха, и температура воды колебалась от 11 до 20°. Смена воды в непроточных аквариумах проводилась два-три раза в сутки посредством сифона. Несколько раз в сутки вода в аквариумах аэрировалась путем перемешивания. В тех случаях, когда опыты велись при температуре инкубационного цеха, вода для смены заранее выдерживалась в эмалированной или стеклянной посуде в тех же условиях.

Для определения веса мальков обсушивали на куске планктонного газа и взвешивали на технических весах в заранее взвешенной колбе с водой. При взвешивании колбу закрывали крышкой для ослабления испарения. Взвешивание производилось с точностью до 0,01 г.

Беспозвоночных, служивших в опытах кормом, обсушивали на фильтровальной бумаге и взвешивали на аналитических весах. Корм, как правило, давали в избытке. Показателем избыточности служило неполное переваривание плохо усваиваемых частей пищи, при котором голова хирономиды и малопитательная шкурка выходят из пищеварительного тракта вместе.

При недостаточном питании пища дольше задерживается в кишечнике, и шкурка, частично переваренная, распадается на отдельные частицы; головная капсула после длительного пребывания в кишечнике также выходит из него; экскрементов мало, и состоят они из небольших бесформенных частиц, в которых часто содержится несколько головных капсул личинок хирономид.

Нами были проведены опыты по избирательной способности мальков кеты, по определению суточного пищевого рациона и установлению кормового коэффициента. Во всех опытах мы применяли прямой учет съеденного корма (Карзинкин, 1952).

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Избирательная способность

Наблюдения за кормлением молоди кеты в аквариумах показали несомненное влияние у нее избирательной способности. Мальки кеты охотнее всего берут пищу, взвешенную в толще воды. Когда в аквариум бросают крупную хирономиду, малек «атакует» ее четыре-пять раз, не давая ей опуститься на дно, до тех пор, пока не схватит достаточно удачно, чтобы проглотить. Брошенного водяного ослика мальки обычно «атакуют» всего один раз и при неудаче не возобновляют попытки. Часто можно наблюдать, как малек кеты, схватив опускающегося на дно водяного ослика, выплевывает его и сразу же вслед за этим два-три раза «атакует», и заглатывает личинку хирономиды.

Для выяснения избирательной способности мальков им предлагались в пищу беспозвоночные: 1) личинки хирономид Syndiamesa sp., эти крупные бледнозеленые личинки, достигающие 20 мм длины и 25 мг веса, встречаются по всем горным притокам Амура, где нерестуют тихоокеанские лососи, и играют большую роль в питании молоди их; 2) личинки ортокладиин и хирономид из трибы Chironomaria; 3) водяные ослики (Asellus hilgendorfii); 4) нимфы поденок Ephemerella lenoki и Ephemerella sp.; 5) нимфы поденок Siphlonurus zetterstedti; 6) олигохеты.

В наших опытах различные животные, служащие пищей малькам, подсчитывались, взвешивались и помещались в один аквариум в равных

Таблица 1

Пищевые объекты	Дано экз.	Съедено экз.	Уд. вес в пище в %
Опыт 1			
Личинки Syndiamesa sp.	100	96	68,1
Водяные ослики	100	18	12,7
Нимфы Ephemerella sp.	100	27	19,2
Опыт 2			
Мелкие красные личинки Chironominae	100	67	40,9
Личинки Syndiamesa sp.	100	54	32,9
„ Micropsectra gr. praecox	100	43	26,2
Опыт 3			
Мелкие личинки Tanytarsini	100	63	55,3
Водяные ослики	100	11	9,6
Нимфы поденки Siphlonurus zetterstedti	100	2	1,8
Нимфы поденки Ephemerella sp.	100	38	33,3
Опыт 4			
Личинки Micropsectra gr. praecox	20	18	75,0
Нимфы Ephemerella sp.	20	6	25,0
Олигохеты	20	—	0
Опыт 5			
Личинки Syndiamesa sp.	20	15	83,3
Водяные ослики	20	2	11,1
Нимфы веснянок	20	1	5,6
Опыт 6			
Нимфы поденок Ephemerella sp.	50	26	59,1
Водяные ослики	50	18	40,9

количественных соотношениях. В опытах были взяты мальки кеты весом от 300 до 600 мг. В табл. 1 приводим результаты некоторых опытов.

Если свести данные всех опытов в один ряд, приняв наиболее предпочитаемый объект за единицу сравнения, получим условные соотношения, приведенные в табл. 2.

Таблица 2

Пищевые объекты	%
Мелкие красные хирономиды sp.?	1,00
Личинки Syndiamesa sp.	0,80
„ Micropsectra gr. praecox	0,63
Мелкие личинки Tanytarsinae	0,38
Нимфы поденок Ephemerella sp. и Eph. lenoki	0,23
Водяные ослики	0,13
Нимфы поденок Siphlonurus zetterstedti	0,02
„ веснянок	0,05

Таким образом, в условиях значительной доступности пищи мальки кеты предпочитают различных хирономид, но питание их не имеет строго облигатного характера. Даже при обилии хирономид мальки поедают других позвоночных (в первую очередь нимф поденок рода Ephemerella и водяных осликов).

Следует отметить, что мальки поедают куколок хирономид и некоторых ручейников (Apatelia majuscula) гораздо охотнее, чем личинок; это объясняется тем, что куколки держатся в толще воды, а не на дне.

Из других кормовых организмов мальки кеты поедают личинок комаров Culicidae и олигохет. Придонные Copepoda и Ostracoda ими потребляются лишь при большой плотности кормовых объектов и то в незначительных количествах.

Суточный пищевой рацион

Суточный пищевой рацион для мальков определялся при питании их личинками хирономид, личинками поденок и водяными осликами.

В табл. 3 суммированы данные отдельных опытов.

Из табл. 3 отчетливо видна зависимость между температурой воды и интенсивностью питания. В интервале температур от 4 до 10° вес потребляемой пищи составляет 5—10% веса тела, в интервале от 12 до 20° — уже 13—19% веса тела.

Следовательно, мальки кеты при высоких температурах не только не снижают, но увеличивают интенсивность питания и, как будет показано ниже, значительно быстрее растут, чем при низких температурах, свойственных малым горным притоком Амура.

Данные опытов по изменению интенсивности дыхания в зависимости от температуры также указывают на увеличение обмена веществ с ее повышением. Так, при 10° потребление кислорода мальками кеты составляет 0,325 мг O_2 в 1 час на 1 г живого веса, а при 20° — 0,636 мг O_2 в 1 час.

На значительное увеличение интенсивности питания с возрастанием температуры воды указывает Г. С. Карзинкин (1952) для мальков белорыбицы. На значительную эвритермность мальков куринского лосося указывает А. Н. Державин (1941).

При определении суточного пищевого индекса средний вес малька вычислялся как среднее арифметическое начального и конечного веса. Более точным было бы вычисление среднего веса как суммы геометрической прогрессии, деленной на число членов, но при непродолжительных опытах,

Таблица 3

Кормовые объекты	Т-ра воды в опыте в °С	Средн. вес 1 малька в мг	Колич. съеденной пищи на 1 малька		Суточный пищевой индекс в %*
			в шт.	в мг	
Личинки поденок Ephemerella sp. . .	4,1—7,3	400	4,0	27,0	6,7
„ „ „ „ . . .	4,1—7,3	400	3,1	20,0	5,0
„ „ „ „ . . .	4,1—7,3	400	3,0	20,0	5,0
Личинки хирономид Syndiamesa . . .	4,1—7,3	400	4,8	28,8	7,2
„ „ „ . . .	4,1—7,3	345	3,3	23,0	6,7
„ „ не определенные . .	6,1—8,8	386	3,7	26,2	6,8
„ Syndiamesa sp.	5,8—9,2	311	4,0	28,0	9,0
„ поденок Siphlonurus	5,7—8,8	435	0,9	26,1	6,0
„ хирономид, не определенные .	6,1—9,0	351	3,4	33,3	9,5
„ „ „ .	6,8—11,0	375	4,0	37,5	10,0
„ „ „ .	5,5—8,0	992	6,0	61,0	6,0
„ „ „ .	7,0—7,8	354	2,4	27,3	7,9
„ „ „ .	8,0—10,4	675	5,6	60,0	9,0
„ „ „ .	6,0—11,0	2180	14,2	200,0	9,2
„ „ и водяные ослики . .	6,8—10,8	1200	8,2	115,0	9,6
Водяные ослики	7,2—11,4	1290	26,0	150,0	11,6
Личинки поденки Siphlonurus	10,6—14,2	1140	4,2	170,0	15,0
„ хирономид, не определенные .	8,2—14,1	875	9,3	103,2	11,8
„ „ „ .	9,2—14,0	601	9,0	72,0	12,0
„ „ „ .	9,8—14,3	320	5,6	42,0	13,1
„ „ „ .	8,2—11,5	1150	15,1	138,0	12,0
Водяные ослики	8,2—11,4	1290	24,2	150,0	11,6
„ „	10—16,1	342	11,0	44,0	12,9
Личинки хирономид, не определенные	13,3—19,0	1470	21,6	250,0	17,0
„ „ „	12,3—18,5	1610	18,6	273,0	17,0
„ „ „	14,1—20,1	1930	22,1	363,0	18,8
„ „ „	14,8—19,6	2270	21,0	400,0	17,6
„ „ „	12,0—18,2	1960	21,2	360,0	19,0

* Количество съеденной пищи, выраженное в процентах от веса тела. Термин предложен Н. А. Березиной (1946).

длящихся несколько дней, ошибка при первом способе вычисления чрезвычайно мала. Однако при длительных опытах и быстром темпе роста ошибка может достигнуть значительных размеров. Определяя средний вес как среднее арифметическое, мы исходим из допущения, что весовой рост рыбы может быть представлен прямой, в действительности же весовой рост молодых рыб идет по параболе и может быть выражен формулой $y = a^x$ или — по формуле сложных процентов — $y = (1+r)^n$.

Ряд, выражающий весовой прирост рыб за n отрезков времени, представляет собой геометрическую прогрессию, знаменатель которой равен приросту за один отрезок, выраженному в процентах от начального веса тела. Пренебрежение этим обстоятельством приводит к неточностям.

Так, Г. С. Карзинкин (1952) в своей монографии (стр. 218), исходя из начального веса карпа в 15,8 г и конечного 421 г (период выращивания — 105 дней), считает количество пищи, поедаемой рыбой за сутки, равным 7,7% веса тела, а средний вес карпа 218,4 г. В действительности же средний вес, вычисленный по формуле $p_{ср} = \frac{a(q^n-1)}{(q-1)\cdot n}$, равняется 124,6 и среднесуточное потребление пищи составляет 13,6% веса тела. Для годовалого леща Г. С. Карзинкин приводит следующие данные: начальный вес — 6,29 г, конечный — 23,75 г, период выращивания — 92 дня. Средний вес за период выращивания, по Г. С. Карзинкину, составляет 15,02 г $\left(\frac{23,75+6,29}{2}\right)$ и среднесуточное потребление пищи — 7,3% веса тела. В

действительности средний вес леща, вычисленный по приведенной формуле, равняется 13,2 г, а среднесуточное потребление пищи — 8,4% веса тела. Таким образом, относительные величины потребления пищи лещом и карпом не сходны, как пишет Г. С. Карзинкин, а весьма различны.

Среднесуточное потребление пищи у карпа в 1,5 раза выше, чем у леща; этим и объясняется более интенсивный рост первой рыбы.

Второй фактор, определяющий доступность пищи в указанных условиях (ограниченное пространство, отсутствие грунта на дне и различных укрытий) — это подвижность. В аквариумах можно наблюдать, как мальки кеты затрачивают много времени, охотясь за личинками поденок Siphlonurus zetterstedti (ранние стадии). Большей частью попытки схватить быстро плавающую личинку не увенчиваются успехом. Так же плохо берут мальки циклопов; даже при довольно большой плотности этого корма мальки, питающиеся им, значительно отстают в росте от мальков, питающихся личинками хирономид.

Размеры поедаемых организмов, безусловно, оказывают известное влияние на избирательную способность. Как показывают опыты, мальки кеты легко заглатывают личинок хирономид, длина которых составляет 30—40% длины тела самого малька. В тех случаях, когда длина личинки достигает 50% длины тела малька, последний берет добычу с трудом. Из заданного корма мальки кеты отбирают обычно более мелких личинок хирономид, так что средний вес одной особи в заданной пище не соответствует среднему весу особи в остатке.

Приведем два примера: 1) трем малькам со средним весом 340 мг дано в пищу 100 хирономид со средним весом 14,4 мг; к концу опыта несъеденной осталась 41 личинка со средним весом 19,3 мг; 2) пяти малькам со стороны средним весом 420 мг дано 100 личинок хирономид. Средний вес одной особи — 7,7 мг; к концу опыта вес одной особи увеличился до 14,0 мг.

В тех случаях, когда максимальный вес одной личинки хирономиды составляет не более 4% веса малька, выборочности в питании не замечается, средний вес хирономид в начале и конце опыта одинаков.

Кормовой коэффициент

Определение кормового коэффициента производилось для тех беспозвоночных, которые служат основной пищей мальков,— личинок различных хирономид, личинок поденок, водяных осликов. В опыты были взяты мальки кеты весом от 0,40 до 2,46 г. В табл. 4 приведены значения кормового коэффициента, полученные за весь период опытов.

Из личинок хирономид в пищу давались главным образом личинки Syndiamesa sp. Кормовой коэффициент для них составляет в среднем 3,4. Кормовой коэффициент для водяных осликов и личинок поденок, как позволяют судить немногочисленные опыты, равняется 4,0. Разница объясняется, видимо, более значительным содержанием хитина в теле водяного ослика, худшей переваримостью его (Яблонская, 1935) и большей подвижностью личинок поденок.

В опытах, где средний вес одного малька кеты составлял 300—500 мг, кормовой коэффициент был близок к 3,0; в тех случаях, когда вес малька достигал 1—2,5 г, кормовой коэффициент несколько увеличивался и составлял в среднем 3,5.

Однако, как показал Г. С. Карзинкин (1952), дело здесь не в лучшей усваиваемости корма более молодыми возрастными группами, а в изменении процентного содержания воды в теле самого малька (при прочих равных условиях).

Изменение количества воды в теле мальков кеты в зависимости от веса показано в табл. 5. Из табл. 5 видно, что сухой вес возрастает вдвое быстрее, чем сырой. Так, если сырой вес увеличился в 11—12 раз, то

Таблица 4

Время опыта	Т-ра воды в °С	Вес съеденного корма в г	Вес мальков в г		Прирост в г	Кормовой коэффициент	Вид пищи
			начальный	конечный			
5—7.VI	8,0—16,0	0,77	3,01	3,38	0,37	2,1	Личинки хирономид
7—9.VI	10,0—11,0	0,42	3,36	3,48	0,12	3,5	„ „
10—15.VI	6,8—11,4	1,28	2,57	2,83	0,26	4,9	„ „
15—25.VI	7,0—11,0	1,82	2,67	3,28	0,67	3,0	„ „
20—24.VI	7,0—11,0	1,51	3,29	3,78	0,49	3,0	„ „
25—29.VI	7,0—9,8	1,01	3,28	3,61	0,33	3,0	„ „
30 .V—7.VII	7,0—10,4	2,10	3,50	4,10	0,60	3,5	„ „
1—3.VII	6,8—8,9	0,28	2,60	3,31	0,71	4,0	Водяные ослики
8—11.VII	14,5—19,1	3,31	3,32	4,39	1,07	3,1	Личинки хирономид
14—17.VII	14,5—19,2	0,960	1,84	2,08	0,24	4,0	„ поденок
13—15.VII	13,9—18,6	2,15	4,10	4,71	0,61	3,5	„ хирономид
17—20 .VII	12,8—17,5	1,18	2,08	2,46	0,34	3,5	„ „
17—21 .VII	12,8—17,5	0,56	1,01	1,29	0,18	3,2	„ „
22—24 .VII	11,4—18,5	0,52	1,36	1,52	0,16	3,3	„ „
Среднее						3,4	

сухой вес вырос в 25 раз. Если мы сравним двух мальков весом в 0,24 г (сухой вес — 0,03) и 2,40 г (сухой вес — 0,60 г), то 1 мг сухого веса усвоенных веществ дает в первом случае прирост сырого веса на 8 мг, а во втором случае всего на 4 мг (расчет ведется по несложным пропорциям: $1 : 12{,}4 = x : 100$, $x = \frac{100}{12{,}4} = 8$; $1 : 22{,}8 = x : 100$, $x = \frac{100}{22{,}8} = 4{,}3$.

Таблица 5

Вес малька в г	Содержание в теле малька в %		Прирост в %	
	воды	сухого вещества	сырой вес	сухой вес
0,240	87,6	12,4	0	0
0,308	82,1	17,9	283	83
0,630	80,7	19,3	163	310
0,902	78,8	21,2	276	583
2,100	77,2	22,8	775	1496
2,845	73,7	26,3	1085	2433

Следовательно, при равной усваиваемости кормовой коэффициент у более мелого малька будет почти в два раза ниже.

То, что фактически кормовой коэффициент колеблется в меньших пределах, может быть объяснено или более высоким усвоением у крупных мальков, или разными соотношениями пластического и энергетического обмена.

Вопрос о количественном распределении энергии, поглощенной с пищей, исследовался нами лишь в некоторых случаях, когда, наряду с потреблением пищи мальком, определялось и потребление им кислорода в различное время суток. Израсходованное на окислительные процессы количество кислорода пересчитывалось в калории путем перемножения на универсальный оксикалорийный коэффициент В. С. Ивлева (Ивлев, 1935) — 3,38 кг/кал на 1 г O_2. Калорийность крупных личинок Syndiame-

sa условно принималась равной 450 кал на 1 г сырого веса (аналогично калорийности мотыля).

При этих допущениях вычислено, что в теле малька откладывается от 40 до 61% потребленной с пищей энергии, а в среднем 54%. Эти цифры близки к тем, которые приводит Г. С. Карзинкин для молоди белорыбицы (от 44,4 до 51,4%) и осетра (от 53,0 до 74,8%).

Не являясь достаточно полными, эти данные все же показывают, что половина энергии пищи мальков кеты идет на прирост тела.

Рост мальков кеты

Как показывают данные приведенных опытов, прирост мальков кеты в аквариумах при температуре воды 5,8—8° равен в весовом отношении 2,8—2,9% веса тела в сутки, а при температуре в 14—20° 5—6%.

Принимая, что весовой рост молоди рыб идет по параболе, получаем формулы: для температуры от 5 до 10° $p^n = p\ (1{,}027)^{n-1}$; для температуры воды в 15—20° $p_n = p\ (1{,}05)^{n-1}$, где p — начальный вес, p_n — конечный вес, n — число дней наблюдения.

Темп роста служит важным критерием нормальности условий существования, от чего зависит и полноценность определения большой части трофических показателей. Если молодь рыб в аквариуме находится в угнетенном состоянии, то все физиологические показатели будут искажены по сравнению с естественными условиями. В частности, суточный пищевой рацион будет понижен, кормовой же коэффициент может стать во много раз выше и т. д.

Для решения вопроса о полноценности полученных нами величин рассмотрим данные по росту личинок и мальков кеты в естественных условиях.

Весовой рост молоди кеты распадается на несколько периодов. Первый период — пребывание в буграх или в питомниках завода, когда экзогенное питание играет лишь ничтожную роль. Прирост в весе за этот период обусловливается разностью содержания влаги в теле личинки и в ее желточном мешке. Содержимое желточного мешка представляет собою высококонцентрированный «корм», «кормовой коэффициент» которого менее единицы.

Таблица 6

Год	1944	1945	1947	1948	1949	1950	1951
Дата	1.IV	18.IV	21.IV	9.IV	14.IV	14.IV	16.IV
Вес в мг	210,0	225,0	198,0	212,2	228,0	230,0	204,0

Для личинок осенней кеты на Тепловском рыбоводном заводе первый период продолжается от конца января — середины февраля (вылупление из икры) до середины апреля.

Таблица 7

Год	Вес в мг		Прирост	
	16.IV	15.V	в мг	в % к начальному весу
1948	220	327	107	49,0
1950	230	243	13	5,7
1951	186	228	42	22,6
1951	204	313	109	48,5
1951	174	286	102	59,0
Среднее	203	280	—	—

По наблюдениям с 1944 г. по 1953 вес личинки в 1-е сутки после вылупления составляет в среднем 162 мг (наибольший вес наблюдался в 1945 г.— 181 мг и наименьший в 1950 г.— 147 мг). Средний вес личинок к середине апреля, когда их выпускают из питомников, показан в табл. 6.

За 2-месячное пребывание в питомниках мальки, не питаясь извне, увеличивают вес на 48 мг. Показатель за этот период равен 1,0043, формула весового роста $P_n = p_0 (1{,}0043)^{n-1}$.

Второй период — период активного питания. Для молоди Тепловского завода он может быть разделен на два полупериода: 1) полупериод медленного роста — со второй половины апреля до середины мая. Данные по росту за этот период приведены в ряде средних весов (табл. 7).

Показатель весового прироста (q) в среднем составляет 1,014.

2) Полупериод наиболее значительного роста молоди — наблюдается со второй половины мая, в июне и июле.

Весовой прирост мальков в этот период показан в табл. 8.

Таблица 8

Год	Дата	Продолжительность периода в дня	Начальный вес в мг	Конечный вес в мг	q
1947	19.V—20.VI	33	250	601	1,032
1948	17.V—27.V	11	327	415	1,024
1949	9.V— 4.VI	27	258	609	1,033
1950	15.V—15.VI	32	313	599	1,021
1951	15.V—16.VI	32	228	443	1,022
1952	13.V—18.VI	26	260	640	1,035

Табл. 8 показывает, что коэффициент весового прироста, определенный по средним пробам, почти совпадает с коэффициентом прироста в наших опытах.

Для более точного определения темпа весового прироста мы отсаживали мальков кеты в отгороженные металлической сеткой участки озера и протоки. В тех случаях, когда плотность посадки была велика (200—250 мальков на 1 м²), малькам в избытке давали живой корм (личинок хирономид и водяных осликов).

Таблица 9

Значение q	Через сколько дней малек	
	удваивает вес	удесятеряет вес
1,0043	162	538
1,014	50	166
1,027	26	90

За период с 14 мая по 21 июня q в различных опытах колебалось от 1,018 до 1,029, составляя в среднем по всем опытам 1,023. Средняя температура воды за период опыта была 8,6° при колебаниях от 6,8 до 11,2°.

В опытах 1952 г., продолжавшихся в течение августа, мальки выдерживались в небольшом отгороженном ручье. Здесь средний весовой показатель за период с 26 июня по 8 августа был равен 1,027. Вес мальков за это время увеличился с 0,735 до 2,40. Опыт был закончен 9 сентября 1952 г.; к этому времени вес сеголетка кеты составил 7,95 г.

В 1951 г. рыбовод Тепловского завода В. Д. Громов проводил опыты по выдерживанию мальков кеты на этом же участке. Начальный вес мальков в его опыте был 1,011 г (21 июня), конечный вес — 3,280 (12 августа). Показатель весового прироста равен 1,023.

Сравнивая показатели прироста, мы вправе заключить, что темп роста мальков кеты в аквариуме идентичен темпу роста их в природных

условиях. Отсюда и все трофические показатели соответствуют показателям в природе.

Для того чтобы показать, насколько темп роста мальков кеты разнится в различные периоды, приводим табл. 9.

Как известно, молодь кеты задерживается в пресных водах ненадолго, по сравнению с молодью большинства проходных лососей. Поэтому определенный интерес представляет сопоставление темпа роста их в пресной воде (табл. 10).

Таблица 10

Вид	Возрастная группа	Время исследования	Вес в г	Возраст в днях	Автор
Осенняя кета	Сеголеток	Начало сентября	7,95	200	В. Я. Леванидов
Красная	„	Сентябрь	5,0	200	Ф. В. Крогиус
Кижуч	Годовик	Май	5,95	360—380	По сборам В. Д. Громова
Семга	Сеголеток	Начало сентября	1,55	100	Н. М. Кузнецов
Ладожский лосось	„	„ „	5,70	120	Н. И. Яндовская
Невский „	„	„ „	2,50	120	То же
Каспийский „	„	Сентябрь	4,60	212	А. Н. Державин
Семга	Годовик	Июнь	8,7	400	Л. М. Нусенбаум

Больший вес мальков кеты объясняется их ранним выклевом (как правило, вылупление личинок на Тепловском заводе происходит в первой половине февраля, в то время как ладожский и невский лососи выклевываются в начале мая).

Показатель весового прироста для лососей рода Salmo колеблется от 1,02 до 1,04 в зависимости главным образом от условий среды. Ладожский лосось, выращивавшийся в прудах, где температура воды колебалась в пределах от 10 до 24°, давал ежесуточный прирост в 4% от веса тела, т. е. величину такого же порядка, как и мальки кеты в опытах по питанию при температуре воды в 15—20°.

Таким образом, молодь кеты растет в пресных водах, так же как и молодь атлантических и тихоокеанских лососей, задерживающаяся в пресной воде на несколько лет.

Литература

Березина Н. А., 1946. Питание личинок стрекоз, Зоол. журн., т. XXV, вып. 6.

Гаевская Н. С., 1939. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов, Зоол. журн., т. XVIII, вып. 6.

Державин А. Н., 1941. Воспроизводство запасов каспийского лосося.

Ивлев В. С., 1935. Метод определения калорийности биологических проб, Н.-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам, вып. 5.

Карзинкин Г. С., 1952. Основы биологической продуктивности водоемов.

Константинов А. С., 1951. О питании мальков кеты (Oncorhynchus keta infr. autumnalis Berg) в бассейне р. Амура, Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.

Крогиус Ф. В. и Крохин Е. М., 1948. Об урожайности молоди красной. Изв Тихоокеанск. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., т. 28

Леванидов В. Я. и Леванидова И. М., 1951. Питание молоди амурской кеты в пресных водах, Изв. Тихоокеанск. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. т. 35.

Сынкова Л. И., 1951. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах, Изв. Тихоокеанск. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., т. XXXIV.

Яблонская Е. А., 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 5. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом и оценка с этой точки зрения кормности водоемов, Тр. лимнол. станции в Косине, вып. 20.

Cornelius W. O., 1933. Untersuchungen über die Verwertung natürlicher und künstlicher Nahrung durch Regenbogenforellen verschiedenen Bedingungen, Zschr. f. Fischerei, Bd. XXXI, Hft. 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

К МЕТОДИКЕ СБОРА ПЕЛАГИЧЕСКОЙ ИКРЫ РЫБ В ОПРЕСНЕННЫХ РАЙОНАХ МОРЯ

Ю. П. ЗАЙЦЕВ

Гидробиологическая станция Одесского государственного университета

Согласно общепринятой методике ВНИРО (Расс, 1939) для сбора пелагической икры рыб рекомендуется на каждой станции протягивать икорную сеть горизонтально у самой поверхности воды и вертикально от дна до поверхности. В открытом море и при незначительном опреснении у берегов такие ловы всегда дают положительный результат.

Однако в случаях опреснения верхнего слоя воды, нередких в районе Одесского залива Черного моря, мы часто наблюдали явление опускания пелагической икры рыб с поверхностных слоев воды на определенную глубину. Горизонтальный лов в поверхностном слое в таких случаях не всегда давал удовлетворительные результаты.

С помощью лабораторных опытов нам удалось установить, что пелагические икринки разных черноморских рыб обладают неодинаковым удельным весом и, следовательно, различной степенью пловучести. Удельный вес оплодотворенной икринки может изменяться при незначительных колебаниях плотности воды. Однако ниже определенной минимальной плотности парение данной икринки становится невозможным.

К наиболее легким пелагическим икринкам относятся икринки хамсы (Engraulis encrasicholus ponticus Alex.). Их удельный вес на 1 стадии развития (по Т. С. Рассу) около 7,0 (1,007). Это, видимо, одна из главнейших причин, которая обусловливает возможность нереста хамсы на всей акватории Черного моря (Дехник и Павловская, 1950).

Значительно меньше пловучесть икринок шпрота (Sprattus sprattus phalericus Risso), удельный вес которых на IV стадии развития равняется 14,5. Удельный вес пелагических икринок большинства других рыб Черного моря занимает промежуточное положение.

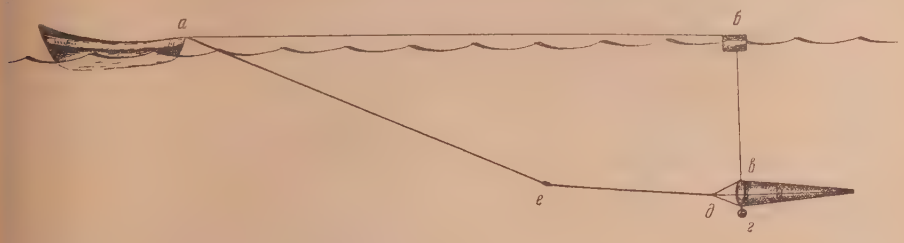
Различная степень пловучести икринок приводит (наряду с другими причинами) к обеднению качественного и количественного состава ихтиопланктона в опресненных районах Черного моря. В периоды временного осолонения наблюдается обогащение состава ихтиопланктона этих районов (Зайцев, 1953).

Различная степень пловучести пелагических икринок приводит также к их распределению на различных горизонтах в толще воды. Мы часто встречали на одной и той же станции у поверхности икру хамсы, а на глубине 15—20 м — икру шпрота. При более значительном опреснении моря речной водой даже самые пловучие икринки — икринки хамсы — встречаются не у поверхности, а только на глубине 7—8 м. В таких случаях судить о распределении икры хамсы в верхнем 1-метровом слое (Косякина, 1938; Малятский, 1940) приходится с оговоркой.

При сильном опреснении (до 5—6‰) и штиле поверхностные горизонтальные ловы не дают ни одной икринки. Это побудило нас прибегнуть

к дополнительным горизонтальным ловам икорной сетью на различных глубинах. Такие ловы всегда давали положительный результат, если только не вся толща воды (на мелководье) была опресненной.

Приспособление, которое мы применяем для облова определенного горизонта (см. рисунок), состоит из стандартной икорной сети, буйка (*б*), двух грузов, желательно свинцовых (*г* и *е*), и трех тросов (*аб, ад* и *бв*) Буек можно изготовить из жести в виде цилиндрической или сигарообразной банки, емкостью в 6 л. Груз *г* весит 5 кг, груз *е* — 1 кг. Трос *бв*, соединяющий буек с верхним краем обруча сетки, должен быть по возможности более тонким, чтобы оказывать наименьшее сопротивление при движении в воде и не поднимать сетку. Его длина определяет глубину облавливаемого горизонта. Трос *аб*, соединяющий буй с судном, превы-



Приспособление для горизонтального лова пелагической икры на различных глубинах. Объяснения см. в тексте

шает длину троса *бв* в четыре раза. Трос *ад* на 2 м длиннее троса *аб*, но он должен быть более крепким, так как он выполняет основную работу при данном способе лова. На тросе *ад* на расстоянии одной трети длины от сетки прикрепляется груз *е*, назначение которого вполне понятно из рисунка. Груз *г* прикрепляется к нижнему краю обруча сетки, диаметрально противоположно по отношению к месту прикрепления троса *бв*.

Этот способ лова необходимо производить при самом малом ходе судна, лучше всего с весельной шлюпки, чтобы обеспечить ход сетки на заданном горизонте. Мы применяли указанное приспособление на глубинах до 25 м, и нам кажется, что нет оснований сомневаться в его эффективности на бо́льших глубинах. Серию глубинных ловов на отдельной станции лучше начинать с меньших глубин.

Для того чтобы получить сравнимый материал, необходимо протягивать сеть на всех горизонтах на одно и то же расстояние. При поднятии сети на борт облавливаются (вертикально) и верхние горизонты, но примесь ихтиопланктона из высших горизонтов либо очень незначительна, либо полностью отсутствует. Что касается глубины обловов, то здесь нельзя установить какой-то стандартный горизонт (например, 10 м), ибо в естественных условиях глубина, на которой парят икринки того или иного вида, изменяется параллельно изменению солености, температуры воды, скорости течения и удельного веса каждой икринки в процессе развития.

Смежные горизонтальные ловы должны быть отделены друг от друга расстоянием не более 4—5 м, лучше 2—3 м.

В целях меньшей затраты времени можно станции с серией горизонтальных ловов чередовать с обычными станциями с горизонтальным поверхностным и вертикальным ловами. Включение в методику сбора пелагической икры горизонтальных глубинных ловов особенно необходимо при работе в опресненных районах моря, где поверхностные горизонтальные ловы могут часто неправильно указывать на полное отсутствие ихтиопланктона. В районах с нормальной соленостью, главным образом в летнее время, глубинные ловы дают возможность собрать икринки с большим удельным весом, редкие или отсутствующие у поверхности.

Наконец, глубинные ловы дают возможность определить горизонты, на которых парят предличинки различных видов, не встречающиеся практически в обычных пробах.

Литература

Дехник Т. В., Павловская Р. М., 1950. Распределение икры и личинок некоторых рыб Черного моря, Тр. АзЧерНИРО, вып. 14.

Зайцев Ю. П., 1953. Размножение морских рыб в Одесском заливе. Природа, № 1.

Косякина Е. Г., 1938. Пелагическая икра рыб в районе Новороссийска, Тр. Новороссийск. биол. станции, т. II, вып. 2.

Малятский С. М., 1940. Нерест хамсы в Черном море, Тр. Новороссийск. биол. станции, т. II, вып. 3.

Расс Т. С., 1939. Инструкция по сбору икринок и мальков рыб, ВНИРО.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ЖАБРЫ И ЖАБЕРНЫЕ ПЕРЕГОРОДКИ АМФИБИЙ

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт АН СССР

В ряде предшествующих сообщений мы уже подошли вплотную к разрешению вопроса о происхождении наружных жабер амфибий на основе эмбриологических данных. Нам остается еще использовать с тою же целью факты сравнительно-морфологического изучения строения жабер и жаберных перегородок, остается поставить вопрос об исходном числе наружных жабер, а также вопросы о наиболее примитивных формах наружных жабер и об их эволюции в ряду амфибий.

Специальной литературы по этим вопросам почти не существует, если не считать попутных замечаний различных авторов в работах, посвященных в основном другим вопросам. Я знаю только сравнительно-морфологическое описание наружных жабер, сделанное П. Клеменсом (Clemens, 1894), работу Е. Якобсхагена (Jakobshagen, 1920), небольшую заметку А. Грейля (Greil, 1906) и гистологическую работу В. Фауссека (1902). В большой сводке П. Клеменса имеется подробный обзор литературных материалов и лишь очень поверхностное описание строения наружных жабер у некоторых амфибий. В работе Е. Якобсхагена приводятся немногие эмбриологические и гистологические данные, подчеркивающие различия между жабрами рыб и амфибий. Статья А. Грейля касается лишь вопроса о происхождении эпителиального покрова жабер (по его мнению, энтодермального как у амфибий, так и у рыб), а в работе В. Фауссека описывается своеобразное гистологическое строение вторичных лепестков рыб, которое в сходной форме повторяется в жабрах взрослых протеев.

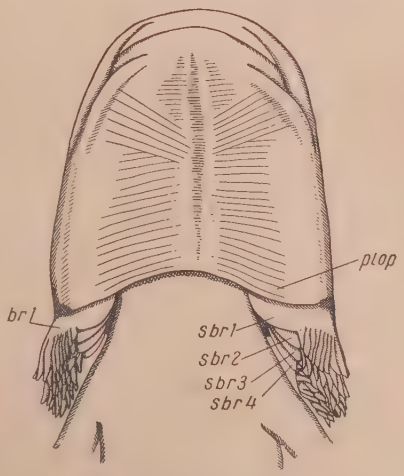


Рис. 1. Голова личинки Ranidens sibiricus 32 мм длиной. Вид снизу

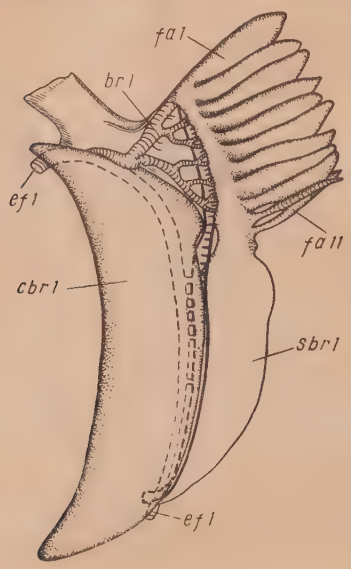
br 1 — первая наружная жабра, *plop* — оперкулярная складка, *sbr1* — *sbr4* — жаберные перегородки

1. Жаберные перегородки и наружные жабры

Жаберные перегородки амфибий весьма своеобразны и по внешности сильно отличаются от жаберных перегородок рыб. У последних они, собственно, и не видны. Они с обеих сторон покрыты жаберными лепестками, и только у селахий внешний край перегородок выступает наружу и продолжается в более или менее выраженную кожную складку. У костных рыб жаберные перегородки редуцируются, и у костистых рыб жабер-

ные лепестки свободно висят на жаберных дугах. Только у некоторых примитивных рыб с костным скелетом — у современных осетровых и у двоякодышащих — имеются хорошо развитые жаберные перегородки (у Polypterus и у Lepidosteus они несколько редуцированы). Однако они совершенно скрыты под обоими рядами жаберных лепестков и видны только на поперечных разрезах через жаберные дужки.

У хвостатых амфибий жаберные перегородки хорошо развиты и великолепно видны. Они полностью обнажены вследствие редукции сидевших на них когда-то (у предковых форм) жаберных лепестков. Поскольку верхние отделы жаберных дуг хвостатых амфибий редуцированы, жабер-



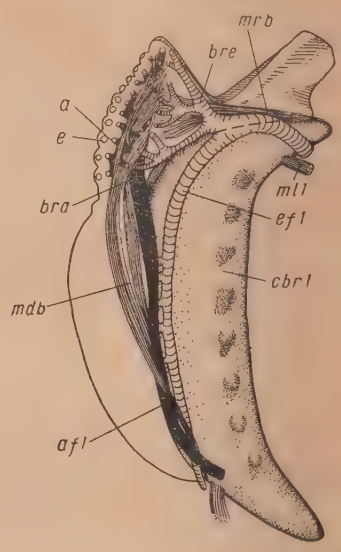


Рис. Рис. 3

Рис. 2. Ranidens sibiricus, личинка 57 мм длиной. Первая жаберная дуга с жаберной перегородкой и наружной жаброй. Вид спереди (снаружи)

cbr1 — ceratobranchiale, *br1* — выносящая артерия наружной жабры, *ef1* — первая выносяща жаберная артерия, *fa1—fa11* — жаберные лепестки переднего ряда, *sbr1* — жаберная перегородка первой дуги

Рис. 3. Ranidens sibiricus, 57 мм длиной. Первая жаберная дуга, вид сзади. Жаберные лепестки сняты, в разрезе видны приносящие (*a*) и выносящие (*e*) сосуды жаберных лепестков обоих рядов

af1 — приносящая жаберная артерия (зачернена), *bra* — приносящая артерия наружной жабры, *bre* — выносящая артерия наружной жабры, *cbr1* — ceratobranchiale, *ef1* — выносящая жаберная артерия, *mdb* — musculus depressor branchiae, *ml1* — m. levator arcus branchialis 1, *mrb* — m. retractor branchiae

ные перегородки сидят у них на вентральных отделах дуг и именно — на ceratobranchialia. Они имеют форму широких полулуний (рис. 2, 4 и 15), причем передние из них частично покрывают задние (рис. 1). Дорсально первые три жаберные перегородки непосредственно переходят в наружные жабры (рис. 2, 4 и 11). У форм с короткой наружной жаброй (Ranidens) ясно видно, что тело жабры представляет лишь дорсальную, несколько утолщенную часть жаберной перегородки, сохранившую свои жаберные лепестки (рис. 2). Она лежит снаружи, а не в жаберной полости, так как дорсальная часть оперкулярной складки совершенно редуцирована. Вследствие редукции жаберной крышки лежавшие под нею жабры оголились. Мы уже обращали внимание на то, что мускулатура наружной жабры развивается подобно септальной мускулатуре рыб и во многом сохранила еще типичные ее соотношения со скелетом, жаберными лепестками и их кровеносными сосудами (рис. 3; см. также Шмальгаузен, 1954). Расположение кровеносных сосудов в жаберной перего-

родке и в наружной жабре (рис. 3), а также их положение в жаберных лепестках (рис. 9) вполне сходно с расположением кровеносных сосудов в жаберных перегородках и во внутренних жаберных лепестках рыб. Таким образом, у Ranidens ясно видно, что жаберная перегородка и тело наружной жабры представляют одно целое и что они вместе гомологичны жаберной перегородке рыб. Однако и у тех личинок хвостатых амфибий, которые обладают очень длинными наружными жабрами и большим числом жаберных лепестков, тело (ствол) наружной жабры представляется как непосредственное продолжение дорсального края жаберной перегородки. В особенности это обнаруживается в строении переходной области между жаберной перегородкой и наружной жаброй.

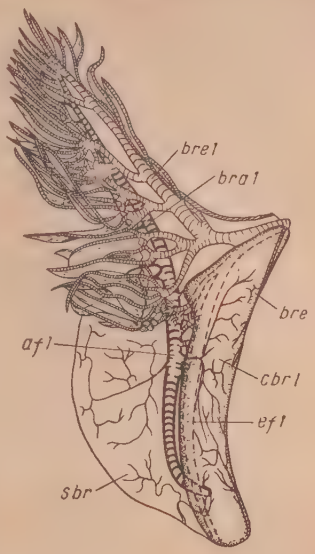


Рис. 4. Amblystoma mexicanum, большая личинка (аксолотль). Первая жаберная дуга с жаберной перегородкой и наружной жаброй. Сосуды наинъецированы. Вид спереди

af1 — приносящая жаберная артерия, *bra1* — приносящая артерия наружной жабры, *bre*, *bre1* — выносящая артерия наружной жабры, *cbr1* — ceratobranchiale, *ef1* — выносящая жаберная артерия, *sbr* — жаберная перегородка

В основании первой жаберной перегородки у личинок хвостатых амфибий проходят, как известно, два параллельных кровеносных сосуда. Проксимально, вдоль края жаберной дуги, проходит выносящая жаберная артерия (продолжающаяся вентрально в наружную сонную, а дорсально — во внутреннюю сонную артерию), а несколько отступя от нее

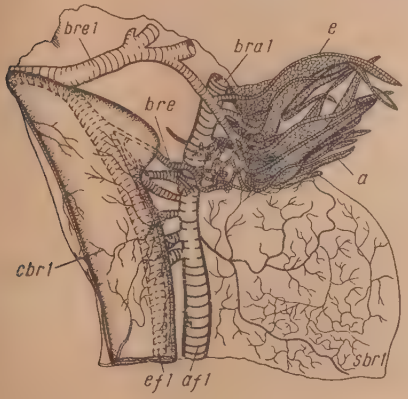


Рис. 5. Amblystoma mexicanum, аксолотль. Та же дуга, что на рис. 4. Анастомозы и сеть сосудов переходной области между жаберной перегородкой и наружной жаброй. Небольшой лепесток на перегородке и последние лепестки наружной жабры отдают окисленную кровь в сосудистую сеть переходной области и далее через *bre* в вентральную ветвь выносящей жаберной артерии

a — приносящие и *e* — выносящие сосуды лепестков, *sbr1* — жаберная перегородка первой дуги. Остальные обозначения см. на рис. 4

лежит приносящая жаберная артерия, проходящая дорсально в наружную жабру (рис. 3 и 4). Между обеими артериями располагается в верхней (задней) части жаберной перегородки, т. е. в «переходной» области, несколько анастомозов (рис. 4 и 5), по которым после метаморфоза устанавливается прямой ток крови из первой приносящей жаберной артерии в выносящую и, следовательно, в систему сонных артерий. Таким образом развивается вторичная и именно — сонная артериальная дуга. Передние анастомозы соединяются, кроме того, с сетью поверхностных выносящих сосудов, связанных с выносящими артериями последних жаберных лепестков у основания наружной жабры (рис. 5).

Во второй жаберной перегородке лежит на всем протяжении только приносящая жаберная артерия, переходящая дорсально в наружную жабру. Вентральная ветвь выносящей жаберной артерии располагается, как и в первой перегородке, проксимально по краю жаберной дуги скелета. Она, однако, гораздо короче. Соединяясь анастомозами с приносящей жаберной артерией, она едва доходит до средины основания жаберной перегородки (рис. 6). В третьей жаберной перегородке вентральная ветвь выносящей жаберной артерии еще короче — она кончается анастомозами в начале жаберной перегородки, именно — в переходной области между последней и основанием наружной жабры (рис. 7).

Несмотря на эти различия, имеется глубокое сходство в положении и связях вентральной ветви выносящей жаберной артерии во всех трех жаберных дугах, несущих наружные жабры. Во всех случаях анастомозы

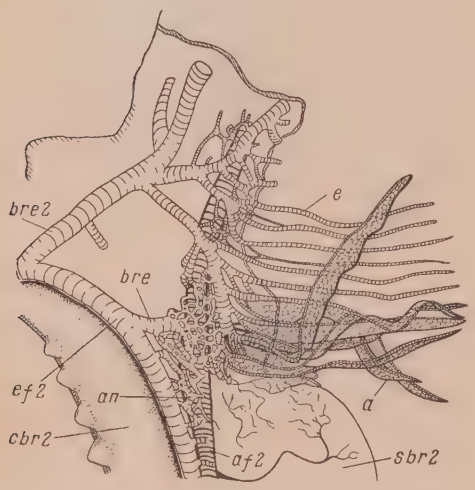


Рис. 6

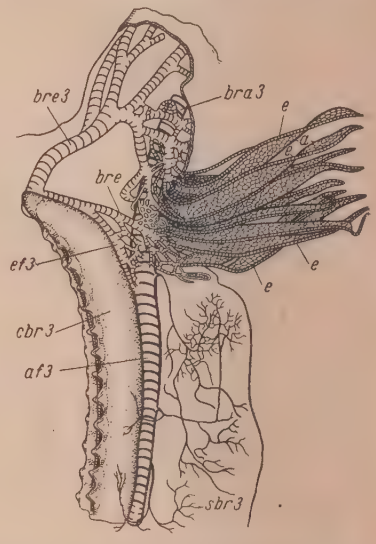


Рис. 7

Рис. 6. Amblystoma mexicanum, аксолотль. Переходная область второй жаберной дуги. Анастомозы и сеть выносящих сосудов в связи с вентральной ветвью выносящей жаберной артерии. Последние лепестки наружной жабры и небольшие лепестки, сидящие на жаберной перегородке, отдают кровь в вентральную ветвь выносящей жаберной артерии (через *bre*)

a и *e* — приносящие и выносящие сосуды лепестков, *af2* и *ef2* — приносящая и выносящая жаберные артерии, *an* — анастомозы между ними, *bre2* — выносящая артерия наружной жабры, *cbr2* — жаберная дуга, *sbr2* — жаберная перегородка, *bre* — выносящая артерия наружной жабры

Рис. 7. Amblystoma mexicanum, аксолотль. Дорсальная часть жаберной перегородки и переходная к наружной жабре область третьей дуги. Кровь из последних жаберных лепестков поступает через *bre* в вентральную ветвь выносящей жаберной артерии

af3 и *ef3* — приносящая и выносящая жаберные артерии, *bra3* и *bre3* — приносящая и выносящая артерии наружной жабры, *cbr3* — ceratobranchiale, *sbr3* — жаберная перегородка, *bre* — выносящая артерия наружной жабры, *a* и *e* — приносящая и выносящая артерии жаберного лепестка

связаны с густой сетью сосудов, относящихся к выносящей системе артерий проксимальной части наружной жабры (рис. 5, 6 и 7). В третьей жаберной перегородке аксолотля выносящие сосуды последних жаберных лепестков прямо соединяются с вентральной (а не дорсальной) ветвью выносящей жаберной артерии (рис. 7). Вентральная ветвь выносящей жаберной артерии с ее анастомозами и сетью кожных сосудов относится, однако, не к наружной жабре собственно, а к переходной области, сосуды которой непосредственно связаны с сосудистой сетью самой жаберной перегородки (рис. 6 и 7).

Переходная область интересна и еще в одном отношении: кроме вполне развитых жаберных лепестков проксимальной части наружной жабры, отдающих кровь непосредственно в вентральную ветвь выносящей жаберной артерии, наблюдаются еще и небольшие, явно рудиментарные, жаберные лепестки, сидящие не на теле наружной жабры, а прямо на самой жаберной перегородке у ее верхнего края (рис. 5, 6 и 7). Из этих лепестков артериальная кровь поступает в упомянутую сеть кожных сосудов. Таким образом, в переходной области имеются небольшие жаберные лепестки, которые по их положению на самой жаберной перегородке можно бы назвать внутренними.

Жаберные перегородки снабжаются также венозной кровью из приносящей жаберной артерии. Небольшие ветви этой артерии разбиваются в них на тонкую сеть сосудов (рис. 5, 6 и 7). Более значительна эта сеть в четвертой жаберной перегородке, которая, как правило, лишена наружной жабры (рис. 8). В верхней (задней) половине четвертой перегородки в основе этой сети лежит система довольно крупных сосудов. Мне представляется весьма вероятным, что эта сосудистая сеть играет известную роль в дыхании хвостатых амфибий. Это предположение подтверждается наличием индивидуальных вариаций в строении четвертой жаберной перегородки у Ranidens. Здесь именно наблюдаются все переходы от простой сети сосудов и ее концентрации у верхнего (заднего) края перегородки до небольшой, но вполне обособленной четвертой наружной жабры (рис. 16).

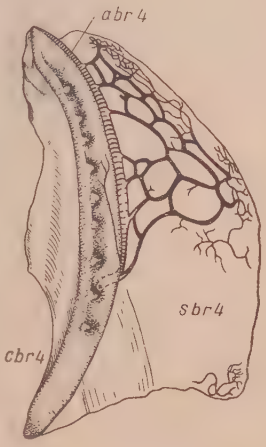


Рис. 8. Amblystoma mexicanum, аксолотль. Жаберная перегородка четвертой жаберной дуги с сетью сосудов в ее дорсальной части

abr4 — четвертая артериальная дуга, *cbr4* — ceratobranchiale, *sbr4* — жаберная перегородка

Все сказанное заставляет смотреть на сосудистую сеть в верхней части жаберных перегородок и в особенности на систему анастомозов между приносящей и выносящей жаберными артериями каждой перегородки как на остаток жаберного кровообращения, связанного с лепестками, сидевшими на самой перегородке, т. е. с внутренними жаберными лепестками. Рудименты таких лепестков наблюдаются еще в переходной области между жаберной перегородкой и основанием наружной жабры. В этой же переходной области встречаются также особые абортивные формы жаберных лепестков, напоминающие по своей древовидно ветвящейся структуре внутренние жаберные лепестки бесхвостых амфибий.

В заключение отметим, что жаберные перегородки хвостатых амфибий, очевидно, действительно унаследованы от рыбообразных их предков. Они не представляют собой какого-либо специально личиночного приспособления амфибий. Наоборот, при продлении личиночной жизни, т. е. при возвращении к постоянной жизни в воде, у постоянножаберных Proteidae эти перегородки редуцируются. В особенности редуцированы они у Necturus.

2. Строение наружных жабер хвостатых амфибий

Наружные жабры хвостатых амфибий состоят из утолщенного основания — тела жабры, которое бывает вытянуто в длину вдоль оси тела животного, и двойного ряда жаберных лепестков, сидящих вдоль нижнего края тела. Эмбрионы и молодые личинки обладают относительно коротким, примерно треугольным телом жабры, направленным острой вершиной назад (рис. 14). На более поздних стадиях развития тело жабры вытягивается в более или менее длинный ствол и загибается своей острой

вершиной вверх (рис. 12). Число жаберных лепестков, вначале небольшое (рис. 14), растет по мере роста тела жабры в длину путем закладки дальнейших лепестков у основания жабры, т. е. в дисто-проксимальном (или каудоростральном) направлении (рис. 12). В некоторых случаях, однако, жабры сохраняют эмбриональный вид, т. е. короткую форму тела и малое число лепестков и у совсем больших личинок (Ranidens, рис. 11).

Наибольшей длины и сложности строения, а также и наибольшего числа лепестков достигают наружные жабры у форм с продленной личиночной жизнью (аксолотль, рис. 4) и у постоянножаберных амфибий (Proteidae, Sirenidae).

Мы рассмотрим ближе строение наружной жабры аксолотля как пример весьма усложненной жабры.

По нижней (задней) стороне тела жабры располагаются два ряда первичных жаберных лепестков — один по переднему (наружному) и

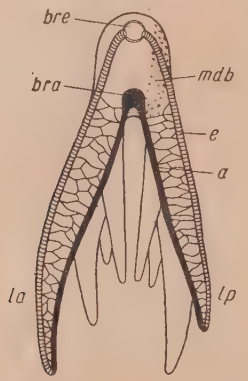


Рис. 9. Схема, показывающая расположение жаберных лепестков у аксолотля. На первом плане — пара первичных жаберных лепестков с врисованными кровеносными сосудами, далее лежат пара третичных, пара вторичных (длинные) и, наконец, еще пара третичных лепестков

a и *e* — приносящий и выносящий сосуды жаберных лепестков, *bra* и *bre* — приносящий и выносящий сосуды наружной жабры (в поперечном разрезе), *la* и *lp* — передние и задние лепестки, *mdb* — мышечные пучки m. depressor branchiae

другой по заднему (внутреннему) краю. Между последовательными лепестками обоих рядов первичных лепестков сидят несколько более медиально вторичные лепестки, которые правильно чередуются с первичными. Между вторичными и первичными, также правильно чередуясь, но еще более медиально, располагаются третичные лепестки. Первичные лепестки, как правило, длиннее и шире вторичных, а вторичные длиннее и шире третичных (рис. 9). Однако встречаются и уклонения от этого правила. В частности, первичные лепестки заднего ряда, которые развиваются несколько позднее лепестков переднего ряда и отстают от них в росте, иногда оказываются более короткими (но все же более широкими у основания), чем вторичные лепестки того же ряда. В основании жабры аксолотля наблюдаются и совершенно короткие своеобразные лепестки заднего ряда, которые можно бы назвать рудиментарными, если бы не их нормальная ширина. Все лепестки имеют форму плоских листообразных пластинок, широких у основания и постепенно суживающихся к свободному концу. По краям каждого лепестка проходят латерально выносящая артерия лепестка и медиально — приносящая артерия. Между ними располагается густая сеть капилляров как под передней (нижней), так и под задней (верхней) поверхностью лепестка (рис. 9). К каждому лепестку подходит отдельная веточка приносящей артерии наружной жабры. Реже эти веточки отходят от общих стволиков. Наоборот, выносящие сосуды целой группы лепестков, как правило, соединяются предварительно в общий стволик, впадающий затем в выносящую артерию наружной жабры. На рис. 10 показана группа лепестков заднего (внутреннего) ряда, состоящая из одного длинного и одного более короткого первичных лепестков, которые лежат наиболее латерально на жабре (на рисунке — сверху), двух довольно длинных вторичных лепестков (на рисунке — посредине) и трех более коротких и наиболее медиальных третичных лепестков

(на рисунке — снизу), которые чередуются и лежат между указанными четырьмя лепестками.

Описанные жабры аксолотля относятся к усложненным жабрам длинного, «прудового», типа. Еще более усложнены жабры постоянно-жаберных форм. У Necturus (Menobranchus) жаберные лепестки остаются довольно короткими, но сильно возрастают в своей численности. У Proteus самое тело жабры вытягивается в длинный ствол и образует добавочные разветвления. Плоские и короткие лепестки сидят частью на стволе, частью на его ветвях. У Siren ветви располагаются в два ряда вдоль жабры, а нитеобразные лепестки сидят только на ветвях.

Все эти усложнения связаны с продлением личиночной жизни. У личинок большей части хвостатых амфибий, обладающих нормальным метаморфозом, строение жабры гораздо более просто и, надо думать, более примитивно.

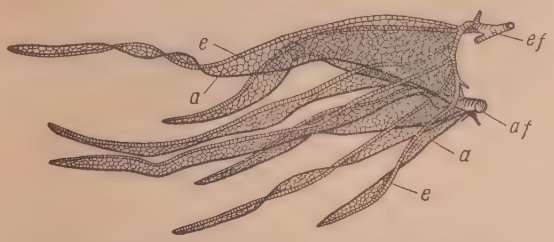


Рис. 10. Аксолотль. Группа жаберных лепестков заднего ряда. Латерально (на рисунке — вверху) два широких первичных лепестка, далее два длинных и узких вторичных лепестка и медиально (на рисунке — внизу) три более коротких третичных лепестка

a и *e* — приносящие и выносящие сосуды жаберных лепестков, между ними сеть капилляров (инъекция), *af* и *ef* — приносящая и выносящая артерии наружной жабры

У личинок обыкновенного тритона имеются довольно длинные жабры с парным рядом относительно небольших лепестков, сидящих по краям нижней стенки тела жабры. Между первичными жаберными лепестками, поочередно с ними в тех же рядах, располагаются вторичные лепестки. Последние развиваются несколько позднее первичных, но вскоре достигают такой же величины. Точно так же построена жабра у Hynobius Kayserlingii. У огненной саламандры тело жабры плоское, листообразное. По обоим краям этого тела, верхнему и нижнему, располагается по ряду простых, также листообразных жаберных лепестков (рис. 13). У других хвостатых амфибий встречаются иные типы жабер — с короткими и широкими телами, как у Ranidens, или, наоборот, с тонкими и длинными стволами, как у Amphiuma.

В основе наружной жабры хвостатых амфибий лежит, очевидно, тип относительно короткой и широкой жабры с простым двухрядным расположением лепестков.

У бесхвостых амфибий наружные жабры редуцируются. Они невелики и рано замещаются развивающимися немного позднее «внутренними» жабрами. Смотря по степени редукции, они бывают представлены тонким простым стволиком (Hylodes) или листообразным стволиком без лепестков (Dactylethra, Pipa) или чаще — небольшим тонким стволиком с одним рядом из немногих нитевидных жаберных лепестков. Нахождение в некоторых случаях одного лепестка заднего ряда (например, у Rana esculenta) показывает, что исходной и для этой формы жабер является наружная жабра типа хвостатых амфибий с двухрядным расположением лепестков и что у бесхвостых сохранился, как правило, только передний ряд. В некоторых случаях наружные жабры личинок бесхвостых вторично приобретают сходство с исходными жабрами типа хвостатых, однако

сохраняют при этом типичное для бесхвостых однорядное расположение лепестков (Eupemphix pustulosus, Hyla rosenbergi; G. K. Noble).

Гимнофионы, обладающие продленным развитием в яйцевых оболочках, сохранили двухрядное расположение лепестков, но тонкий ствол жабры у них чрезвычайно удлиняется.

Различные формы наружных жабер амфибий явно отражают различные условия существования их личинок. Так, можно различать следующие типичные формы наружных жабер:

Рис. 11. Ranidens sibiricus, личинка 35 мм длиной. Расположение наружных жабер

br3 — третья наружная жабра, *sbr1* — первая жаберная перегородка (дорсально переходит в тело наружной жабры)

I. Тип горных ручьев (рис. 11). Короткое, плоское и довольно широкое тело жабры представляет непосредственное дорсальное продолжение жаберной перегородки. Жаберные лепестки немногочисленны, сидят в два ряда вдоль свободного, заднего, края тела жабры и направлены назад. К этому типу относятся горные представители семейства Hynobiidae — Ranidens и Onychodactylus.

Подобный же тип строения жабры встречается и у горных представителей семейства Amblystomidae — Dicamptodon и Rhyacotriton. Однако в этом случае большое число узких жаберных лепестков и многорядное их расположение указывают на вторичное происхождение этих форм от амфибий с длинными жабрами «прудового» типа. Очевидно, тело жабры здесь вторично укорочено и расширено в связи с приспособлением к быстрому течению воды в горных речках.

II. Тип небольших стоячих водоемов и прудов (рис. 12). Тело жабры вытянуто в более или менее длинный ствол, направленный назад и у своего основания довольно резко отграниченный от жаберной перегородки. Обычно у живой личинки ствол дугообразно изогнут вверх. По мере роста личинки число лепестков значительно увеличивается в дисто-проксимальном порядке, и, кроме того, между первичными лепестками развиваются еще чередующиеся с ними вторичные жаберные лепестки. Развиваются у более крупных личинок (аксолотль) и добавочные ряды лепестков медиально, между первичными рядами каждой жабры. Лепестки в проксимальной части жабры висят вниз, а в дистальной — направлены назад.

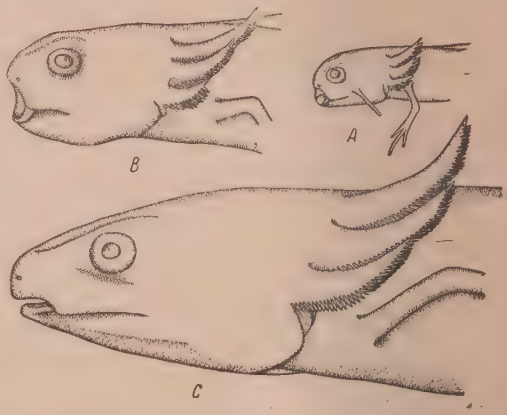


Рис. 12. Triton cristatus, личинки: *A* — 12 мм, *B* — 27 мм, *C* — 44 мм длиной

III. Тип постоянножаберных форм. Этот тип характеризуется дальнейшим усложнением строения наружной жабры соответственно возрастающим размерам тела. Он непосредственно примыкает к предыдущему типу. Увеличение числа лепестков, уменьшение их размеров и многорядное расположение (Necturus) дополняются здесь еще ветвлением самого ствола при однорядном (Proteus) или двухрядном (Siren) расположении ветвей. Лепестки принимают узкую или даже нитевидную (Siren) форму.

IV. Тип продленного развития в яйце. Длинный, но очень узкий и слабый ствол. Удлиненные узкие лепестки расположены в два ряда и обычно чередуются (Amphiuma, Ichthyophis).

V. Тип живородящих форм (рис. 13). Тело жабры приобретает плоскую листообразную форму. Лепестки располагаются по верхнему и нижнему краям листообразной жабры (Salamandra maculosa, S. atra).

VI. Редуцированный тип наружной жабры (замещение скрытыми жабрами). Слабый ствол и немногочисленные нитевидные лепестки с однорядным расположением (Anura). Лепестки относятся по происхождению к переднему ряду. Они могут полностью редуцироваться,

Рис. 13. Salamandra maculosa, личинка 29 мм длиной (непосредственно после вылупления)

Рис. 14. Necturus maculatus, зародыш 23 мм длиной

и тогда вся жабра представлена лишь небольшим, нередко листообразным стволиком (Hylodes, Dactylethra, Pipa).

VII. Тип скрытых жабер. Жаберные лепестки скрыты под вторично разросшейся оперкулярной складкой. Лепестки небольшие, древовидно ветвятся во всех плоскостях. Это «внутренние» жабры бесхвостых амфибий. Подобные древовидно ветвящиеся жаберные лепестки встречаются также в качестве абортивных образований в переходной области между перегородкой и наружной жаброй у хвостатых амфибий (аксолотль). Очевидно, «внутренние» жабры бесхвостых и развились из подобных образований переходной области.

Из всех этих форм наружных жабер наибольший интерес представляют первые два типа, как бесспорно исходные для всех последующих форм.

Эмбриональные жабры специализированных типов иногда бывают сходны с короткими жабрами типа горных ручьев (например, у Necturus, рис. 14). Однако жабры «прудового» типа чаще сразу, еще до развития жаберных лепестков, сильно вытягиваются в длину вместе с зачатком первого жаберного лепестка переднего ряда, занимающего концевое положение (Шмальгаузен, 1954а). Этот последний способ развития явно отражает условия жизни и потребность в кислороде молодых личинок, вылупляющихся на очень ранней стадии развития (малая величина яиц). Между тем личинки типа горных ручьев вылупляются из оболочек на гораздо более поздней стадии развития (относительно большая величина яиц), и жаберные лепестки развиваются более равномерно по всему свободному (нижнезаднему) краю тела наружной жабры.

В онтогенетическом развитии наружных жабер «прудового» типа совершенно ясно видно, что длинные жабры с большим числом удлиненных свободно висящих лепестков есть результат вторичного усложнения их строения. В жабрах Ranidens имеются только первичные жаберные лепестки, которые мы считаем гомологичными внутренним жаберным лепесткам рыб. У рыб также имеются всегда только первичные жаберные лепестки (исключение — гиоидная полужабра осетровых; О. Шмальгаузен, 1955). Между тем у личинок хвостатых амфибий прудового типа между первичными жаберными лепестками закладываются немного позднее вторичные, а иногда еще и третичные жаберные лепестки, которые образуют добавочные ряды лепестков, лежащие медиально от первичных.

И в жабрах личинок «горного» типа бывает большое число жаберных лепестков, располагающихся в несколько рядов. Это касается личинок горных представителей семейства Amblystomidae, которые, очевидно, произошли от долинных представителей того же семейства, личинки которых относятся к резко выраженному прудовому типу (аксолотль). Короткая форма наружной жабры развилась в этом случае вторично из длинной формы и является примером конвергентного сходства с короткими жабрами личинок горных Hynobiidae (Ranidens, Onychodactylus). С другой стороны, короткие жабры горных Hynobiidae, обладающие только первичными лепестками, сохранили, очевидно, исходную форму личиночных жабер примитивных амфибий. Эта форма встречается и в эмбриональном развитии более специализированных амфибий, обладающих более крупными яйцами (Necturus, рис. 14).

3. Число наружных жабер амфибий

Сравнение жаберных перегородок хвостатых амфибий и бесхвостых при учете положения эпителиальных телец показывает, по Ф. Мауреру (Maurer, 1888), что «внутренние» жабры бесхвостых развиваются в области артериального «анастомоза» (вентральной ветви выносящей артерии), т. е. в области, промежуточной между жаберной перегородкой хвостатых амфибий и наружной жаброй. У хвостатых амфибий жаберная перегородка дает во время метаморфоза начало эпителиальному тельцу. У бесхвостых последнее закладывается рано, у личинки, и лежит вентрально от «внутренних» жабер. Следовательно, последние развились дорсально от жаберной перегородки хвостатых амфибий, т. е. у основания их наружной жабры. Именно в этой переходной области между жаберной перегородкой и наружной жаброй мы находили у аксолотля абортивные формы лепестков с древовидно ветвящейся сосудистой петлей. Такие лепестки напоминают «внутренние» жаберные лепестки бесхвостых. Очевидно, подобные образования и явились источником для развития скрытых жабер личинок бесхвостых амфибий.

У личинок бесхвостых амфибий скрытые жабры имеются, однако, не только на первых трех, но и на четвертой жаберной дуге. Если они действительно развились в переходной области из абортивных жаберных лепестков наружной жабры хвостатых амфибий, то, очевидно, у последних некогда также имелась четвертая жабра.

Оказывается, у хвостатых амфибий в некоторых случаях действительно имеется рудиментарная четвертая наружная жабра.

Прежде всего напомню, что в дорсальной (задней) части четвертой жаберной перегородки у личинок хвостатых амфибий имеется весьма развитая сеть кровеносных сосудов, связанных с четвертой артериальной дугой (аксолотль, рис. 8). У Hynobius эта часть перегородки утолщена. На ее поверхности выделяются бугорки, под которыми лежат сосудистые петли. Такие бугорки напоминают недоразвитые закладки жаберных лепестков. В одном случае я нахожу у личинки Hynobius около 25 мм длиной небольшой, но вполне обособленный жаберный лепесток, занимающий концевое положение на четвертой жаберной перегородке (к сожалению, у меня сохранились лишь три серии разрезов через личинки Hynobius более 20 мм длиной, и я не могу сказать, часто ли встречаются у них ясно выраженные лепестки четвертой жабры).

У Ranidens на четвертой жаберной перегородке имеется особенно мощная сеть кровеносных сосудов, связанная пятью-шестью протоками с четвертой артериальной дугой (рис. 15). Из этих протоков первые по течению сосуды играют, очевидно, роль приносящих артерий, но последние два сосуда являются выносящими артериями. Они собирают кровь из несколько утолщенной обособленной верхней (задней) части жаберной перегородки. Эта часть перегородки ($x - y$) отграничена ямкой или

небольшой вырезкой от остальной части, вполне сходной с жаберными перегородками первых трех дуг (рис. 15). В некоторых случаях на заднем конце этой утолщенной части жаберной перегородки сидит один хорошо развитый и вполне типичный жаберный лепесток с хорошо выраженной сосудистой петлей и сетью капилляров между ее ветвями (рис. 16). В этих случаях совершенно ясно, что утолщенная часть жаберной перегородки представляет собой рудиментарное тело (ствол) наружной жабры.

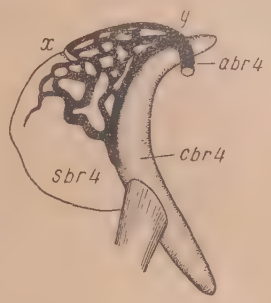


Рис. 15. Ranidens sibiricus. Четвертая жаберная дуга с жаберной перегородкой и сосудистой сетью. Вид сзади

abr4 — жаберная артериальная дуга, *cbr4* — ceratobranchiale четвертой дуги, *sbr4* — жаберная перегородка, *x — y* — утолщенная часть жаберной перегородки, представляющая рудимент тела четвертой наружной жабры

Жаберный лепесток представляет первый (т. е. наиболее дорсальный) лепесток переднего ряда, который в типичной жабре развивается раньше других лепестков и занимает в ней концевое положение.

Сериальная гомология четвертой жабры с ее телом и лепестком хорошо видна на срезах (рис. 17, *br1 — br4* — тела наружных жабер и

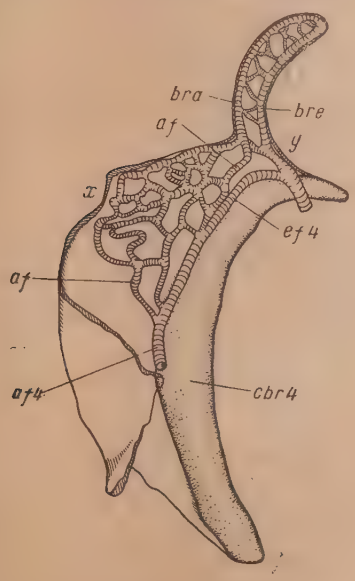


Рис. 16

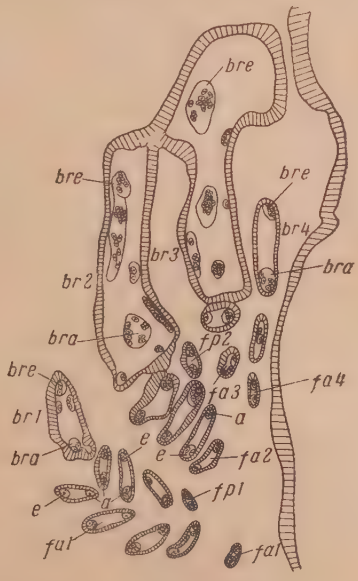


Рис. 17

Рис. 16. Ranidens sibiricus, личинка около 56 мм длиной. Четвертая жаберная дуга. Жаберная перегородка с сосудистой сетью и наружной жаброй с одним лепестком

af — приносящие артерии, *bra* и *bre* — приносящая и выносящая артерии жаберного лепестка, *cbr4* — ceratobranchiale, *ef4* — выносящая жаберная артерия (вентральная ветвь), *x—y* — утолщенная часть жаберной перегородки, представляющая рудимент тела наружной жабры, *af4* — приносящая часть четвертой артериальной дуги

Рис. 17. Ranidens sibiricus, личинка 29 мм длиной. Поперечный разрез через область наружных жабер

a и *e* — приносящие и выносящие сосуды жаберных лепестков, *bra* и *bre* — приносящие и выносящие артерии наружных жабер, *br1—br4* — разрезы через тела четырех наружных жабер, *fa1 — fa4* — жаберные лепестки переднего ряда, *fp1—fp2* — жаберные лепестки заднего ряда

fa1 — 4 — лепестки переднего ряда). При внешнем осмотре личинок четвертая жабра не видна, так как она полностью прикрыта третьей жаброй.

Нахождение четвертой наружной жабры у личинок хвостатых амфибий показывает ясно, что у древнейших амфибий имелись четыре пары наружных жабер на четырех жаберных дугах.

Вопрос о прежнем существовании наружной жабры и на гиоидной дуге, как это предполагалось некоторыми авторами, разрешается, по моему мнению, отрицательно. Сериальная гомология m. ceratohyoideus externus с m. depressores branchiarum, которую предполагает Л. Дрюнер (Drüner, 1904) и считает за указание на прежнее существование наружной жабры на гиоидной дуге, по меньшей мере не доказана. Дорсовентральный ход разрастания этой мышцы из общего дорсального зачатка (m. depressor mandibulae и m. opercularis) говорит против предположения Л. Дрюнера. Против этого говорит также в особенности далеко идущая у амфибий редукция гиоидной артериальной дуги, которая должна была бы быть основой жаберного кровообращения гиоидной наружной жабры.

Так же отрицательно разрешается и вопрос о наружной челюстной жабре, которую пытались видеть в балансере личинок хвостатых амфибий. Хотя балансер снабжается кровью от челюстной артериальной дуги, но последняя рано теряет вентральную связь с артериальным стволом и соединяется с первой выносящей жаберной артерией, т. е. получает артериальную кровь. Вскоре после этого она теряет и эту связь, оставаясь в соединении только с внутренней сонной артерией. Так как балансер получает таким образом только артериальную кровь, он не может служить жаброй. Он не является и ложножаброй, так как из него кровь возвращается не в артериальную систему, а в венозную (в наружную яремную вену).

Таким образом, с уверенностью можно говорить о существовании у ближайших предков современных амфибий лишь четырех наружных жабер на четырех жаберных дугах.

В этой связи нельзя не вспомнить работу П. П. Сушкина о двинозавре (1925). П. П. Сушкин предположил, что у этого стегоцефала имелась четвертая жабра. А. П. Быстров (1939) возражал против предположения П. П. Сушкина, так как ни у современных амфибий, ни у ископаемых (личинка Tungussogyrinus с остатками наружных жабер) четвертая наружная жабра не обнаружена. Однако предположение П. П. Сушкина базируется на безупречной логике. Глубокая борозда на четвертой жаберной дуге скелета указывает на мощное развитие четвертой артериальной дуги. Между тем у Dvinosaurus, как у неотеничной, т. е. постоянножаберной формы, легочное дыхание не могло играть большой роли. У современных Proteidae четвертая артериальная дуга полностью редуцировалась. Следовательно, четвертая артериальная дуга могла обслуживать у Dvinosaurus только четвертую жабру. Находка рудиментарной четвертой жабры у современных хвостатых амфибий подтверждает мысль П. П. Сушкина.

4. Происхождение наружных жабер амфибий

В настоящее время, когда эктодермальное происхождение внутренних жабер рыб может считаться доказанным (Северцов, 1948), мы уже не можем противополагать им наружные жабры амфибий как образования нового происхождения. Наоборот, мы вынуждены констатировать далеко идущее сходство между жабрами амфибий и рыб. Собственно жабры состоят как у рыб, так и у амфибий из парного ряда плоских жаберных лепестков. Как и у высших рыб, эти лепестки укреплены лишь у своего основания. На остальном протяжении они свободно омываются водой со всех сторон. Как правило, лепестки переднего (наружного) и заднего

(внутреннего) ряда имеют супротивное расположение. Однако не только у амфибий, но и у рыб они нередко чередуются. Кровоснабжение жабер весьма сходно, и дело здесь вовсе не в том только, что жаберное кровообращение развивается на основе первичных артериальных дуг, непрерывность которых уничтожается с образованием первых жаберных сосудистых петель. Сходство идет гораздо дальше (Шмальгаузен, 1954). Выносящая жаберная артерия полностью развивается за счет артериальной дуги (как у высших рыб). Приносящая жаберная артерия развивается в своей проксимальной части за счет артериальной дуги, а в своей дистальной части, повидимому, нарастает за счет концов жаберных сосудистых петель (как и примитивных рыб с костным скелетом). Выносящая артерия располагается непосредственно вдоль жаберной дуги скелета у основания жаберной перегородки, а приносящая артерия — в самой жаберной перегородке между основаниями жаберных лепестков. В самих лепестках приносящие сосуды располагаются медиально, а выносящие — латерально (как и у рыб). При этом, как и у рыб, приносящие сосуды обычно отходят отдельными веточками от приносящей жаберной артерии прямо к жаберным лепесткам, а выносящие сосуды соседних лепестков соединяются между собой анастомозами и образуют более крупные стволики совместно для нескольких лепестков каждого ряда, впадающие в выносящую жаберную артерию. В самих лепестках приносящий и выносящий сосуды образуют замкнутую на конце петлю, обе ветви которой, располагаясь по краям лепестка, соединяются между собой двойной сетью капилляров — одной под верхней (задней) и другой под нижней (передней) поверхностью лепестка (рис. 9). Однако в отличие от рыб эти капилляры лежат именно под поверхностью самого лепестка, а не проникают во вторичные его складчатые выросты — лепесточки. Последних у амфибий не имеется (очевидно, они редуцированы).

Сходство между жаберными перегородками и жаберными лепестками рыб и амфибий подчеркивается еще больше сходством их мускулатуры. Мышцы наружных жабер амфибий (m. depressores и m. retractores branchiarum) развиваются подобно септальной мускулатуре рыб из миогенной мезенхимы под задней (медиальной) поверхностью жаберной перегородки (и тела наружной жабры у амфибий). Эти мышцы отходят отдельными пучками от задней поверхности скелета жаберной дуги (ceratobranchiale) и направляются, как и у рыб, к основаниям жаберных лепестков. На своем пути к жаберным лепесткам эти мускульные пучки пересекают кровеносные сосуды, идущие к лепесткам заднего ряда (рис. 3), как у примитивных рыб с костным скелетом (у осетровых, по А. Н. Северцову). Наконец, как и у высших рыб, эта мускулатура частично прикрепляется к стенкам приносящих кровеносных сосудов (рис. 3) и, возможно, способствует кровообращению в жаберных лепестках (как у высших рыб, по Воскобойникову) или, по меньшей мере, принимает участие в его регуляции.

Все сказанное заставляет нас рассматривать наружные жабры амфибий как образования, гомологичные внутренним жабрам рыб. Если это так, то интересно было бы выяснить причины и механизм преобразования внутренних жабер в наружные при переходе от рыб к наземным позвоночным.

5. Преобразование внутренних жабер в наружные

У рыб также иногда развиваются наружные жабры и притом именно путем преобразования внутренних жабер. У рыб это происходит в двух случаях: во-первых, это бывает при продлении эмбрионального периода развития, когда зародыш вынужден максимально использовать кислород в жидкой среде содержимого яйцевых оболочек. В этом случае происходит увеличение свободно омываемой поверхности эмбриональных жаберных нитей — бранхионов (А. Н. Северцов) путем их значительного выра-

стания в длину за пределами жаберных полостей. Это наблюдается у селахий и у некоторых костистых рыб.

Во-вторых, это происходит в случае раннего вылупления личинки из яйца (при уменьшении запаса желтка в яйце), когда личинка с недоразвитым жаберным аппаратом вынуждена вести самостоятельный, активный образ жизни. В этом случае происходит ускоренное развитие первых бранхионов и возникают приспособления, обеспечивающие обмен воды вокруг них еще до установления сложного механизма движений, характерных для висцерального аппарата рыб. Этот путь развития привел к образованию наружных жабер у многоперов и у двулегочных двоякодышащих.

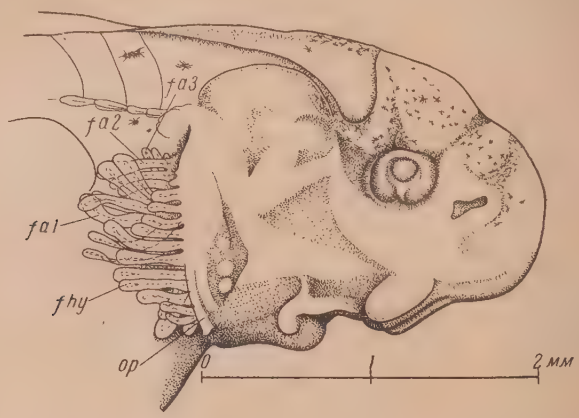


Рис. 18. Acipenser stellatus, голова личинки 14 мм длиной

fa1—fa3 — зачатки жаберных лепестков (бранхионы) переднего ряда на первых трех жаберных дугах, *fhy* — зачатки жаберных лепестков гиоидной полужабры, *op* — зачаток оперкулярной складки (развивается, начиная с вентральной стороны)

Для нас особенно интересно отметить, что первые преобразования на этом же пути намечаются у осетровых рыб. Здесь зачатки жаберных лепестков — бранхионы развиваются еще до сформирования жаберной крышки и потому располагаются у молодой личинки и у мальков снаружи (рис. 18). Наружное положение бранхионов допускает свободный обмен воды, а следовательно, и газовый обмен на их поверхности. Мерцательный покров эпителия ротовой полости и жаберных дужек, движения самой личинки, а позднее и движения жаберной крышки и перепонки позволяют значительно повысить интенсивность этого обмена (О. Шмальгаузен, 1955). У личинок осетровых жаберная крышка запаздывает в своем развитии, в особенности в своей дорсальной части (рис. 18). Даже у больших мальков севрюги жаберная крышка оставляет свободными дистальные концы бранхионов, сидящих в верхней части жаберных дуг (на ceratobranchialia). Роль наружных частей жаберных лепестков сильно возрастает при недостатке кислорода в воде. По наблюдениям О. И. Шмальгаузен, свободно выступающие дорсальные бранхионы развиваются заметно сильнее при развитии мальков в аквариуме со стоячей водой по сравнению с развитием в аквариуме с проточной водой.

У осетровых нормально работает нагнетательный механизм дыхания. Этот механизм прерывается во время заглатывания пищи. По наблюдениям О. И. Шмальгаузен, во время заглатывания пищи у мальков осетровых (осетр) прекращаются правильные ритмические движения висцерального аппарата, жаберной крышки и жаберной перепонки и взамен этого происходят очень быстрые движения жаберной крышки и перепонки, которые вызывают ток воды, всасываемой с дорсальной стороны под

крышку и выбрасываемой внизу из-под жаберной перепонки. Таким образом свободные концы дорсальных жаберных лепестков непрерывно омываются свежей водой. Ясно, что эти лепестки функционируют по типу наружных жабер — они омываются наружной водой, а не водой, просасываемой через ротовую полость. Вместе с тем наблюдения показывают, что механизм дыхания по типу наружных жабер включается во время захватывания пищи и глотания, т. е. тогда, когда нагнетательный механизм внутренних жабер не может работать. Это обстоятельство дает наружным жабрам известное биологическое преимущество при переходе рыб на питание более крупными объектами.

У личинок кистеперых рыб имелись, вероятно, наружные жабры и на гиоидной и на четырех жаберных дугах. Первоначально это были органы дыхания только самых молодых личинок (как у осетровых). Это были пучки бранхионов, сидящие на средних частях висцеральных дуг и выступающие наружу из-под недоразвитой еще жаберной крышки. По мере разрастания последней они покрывались ею и становились внутренними жаберными лепестками.

Редукция жаберной крышки началась уже при переходе к гулярному дыханию и в особенности — при восстановлении нагнетательного механизма дыхания. Запоздание в онтогенетическом развитии жаберной крышки поддерживалось и стимулировалось возрастающим значением непосредственного обмена воды на жаберных лепестках при их наружном положении.

При гулярном дыхании взрослой рыбы верхние отделы жаберных дуг теряли свое значение. Они редуцировались и перестали развиваться. Поэтому личиночные наружные жабры кажутся расположенными уже не посередине, а в дорсальной части каждой дуги. Морфологически это все же и у амфибий — средняя часть жаберной дуги (верхний конец нижнего отдела — ceratobranchiale).

При переходе от рыб к амфибиям, в ряду форм взрослых животных, по мере их выхода на сушу, происходили замыкание жаберной полости (прирастание крышки и перепонки), редукция жабер и прогрессивное развитие легочного, ротового и, наконец, кожного дыхания.

Однако личинки этих переходных форм всегда жили в воде, и поэтому среди предков амфибий никогда не было стадии безжаберной личинки. Уже это обстоятельство само по себе делает маловероятным предположение о редукции одних жабер (внутренних) и новообразовании других (наружных). Мы видели, что весь сравнительно-морфологический материал противоречит такому допущению. Все приведенные данные показывают, что наружные жабры амфибий гомологичны внутренним жабрам рыб, т. е. что первые развились путем преобразования из вторых.

Первый толчок к такому преобразованию был, вероятно, дан изменением условий эмбрионального развития, при котором ранняя активность личинки требовала раннего развития органов дыхания. При уменьшении количества желтка в яйце роль желточных сосудов в дыхании зародыша падала. Развивалась в некоторых случаях сеть кожных сосудов. В других случаях, как у осетровых, при запаздывании в развитии жаберной крышки, происходило все более раннее развитие жаберных лепестков. В результате жаберные лепестки оказываются в наружном положении и свободно омываются водой. Обмену воды на жабрах способствовал мерцательный эпителий ротовой полости и жаберных дуг, а также движения самой личинки. Позднее к этому присоединялись движения жаберной складки и, наконец, движения самих жаберных лепестков.

При питании более крупными объектами (хищный образ жизни) все более сказывалось преимущество наружных жабер перед внутренними. Наружные жабры, работающие без перерыва, разрастались и переходили на более поздние стадии развития через задержку в росте жаберной крышки. Они специализировались и обособлялись как личиночные орга-

ны, расположенные на «верхних» концах жаберных дуг. В вентральной части жаберных дуг развивались тем временем типичные внутренние жаберные лепестки как органы взрослой рыбы.

Наружные жабры амфибий развились, следовательно, еще у рыб как специально личиночные органы дыхания. Они обладали преимуществами раннего развития и непрерывной функции и поэтому получили в личиночной жизни хищника значение основных органов дыхания. По своему происхождению они представляют, однако, лишь комплексы первых — по времени закладки — бранхионов внутренних жабер. Они выдавались из-под недоразвивающейся (при редукции у взрослых рыб) жаберной крышки наружу первоначально лишь своими дистальными концами. По мере прогрессивного развития наружной жабры эти первые бранхионы выдвигались далее наружу вследствие разрастания несущей их дорсальной части жаберной перегородки. Эта часть перегородки утолщалась и дала начало особому выросту — телу (стволу) наружной жабры, на котором дистально (вентрально) в два ряда располагались типичные жаберные лепестки.

Бранхионы, развивавшиеся вентрально от наружной жабры, давали у рыб начало жаберным лепесткам дефинитивных, т. е. внутренних, жабер взрослого животного. У амфибий, с выходом взрослого животного на сушу, дефинитивные жабры потеряли свою функцию и редуцировались. Поэтому у них развиваются только личиночные — наружные жабры. От дефинитивных жабер сохранились только опорные образования — жаберные дуги и жаберные перегородки с их сосудами и мышцами.

При переходе от хищного образа жизни к питанию планктоном или растительным и животным детритом преимущества наружных жабер теряются. Наоборот, в этом случае особенно сказывается их уязвимость. Поэтому у бесхвостых амфибий жаберные лепестки переходной области (между телом наружной жабры и жаберной перегородкой) вторично преобразовались во внутренние жабры особого типа, с древовидной формой ветвления, а наружные жабры редуцировались.

Литература

Быстров А. П., 1939. Blutgefässystem der Labyrinthodonten, Acta zool., 20.

Северцов А. Н., 1948. Развитие жабер и жаберных сосудов у рыб, Собр. соч. т. 4 (пер. из Zschr. f. wiss. Zool., 121, 1922).

Сушкин П. П., 1925. On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain-case in the early Tetrapoda, Palaeontol. Zschr., 8.

Фауссек В., 1902. Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien, Arch. mikrosk. Anat., 60.

Шмальгаузен И. И., 1954. Артериальные дуги и развитие жаберного кровообращения у амфибий и у рыб, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 2.— 1954а. Развитие жабер, их кровеносных сосудов и мускулатуры у амфибий, там же, вып. 4.

Шмальгаузен О. И., 1955. Развитие жабер у волжского осетра, ДАН, т. 100, № 2.

Clemens P., 1894. Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere, Anat. Hefte, 1. Abt., 5.

Drüner L., 1902. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- u. Kehlkopfmusculatur der Urodelen, I, Zool. Jb. Anat., 15.— 1904.То же, II, там же, 19.

Greil A., 1906. Homologie der Anamnierkiemen, Anat. Anz., 28.

Jacobshagen E., 1920. Die Homologie der Wirbeltierkiemen, Jen. Zschr. f. Naturwiss., 57.

Maurer F., 1888. Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien etc., Morphol. Jb., 14.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

К ИЗУЧЕНИЮ КАМЕНКИ-ПЛЯСУНЬИ И ЕЕ ЭКТОПАРАЗИТОВ

Д. И. БИБИКОВ и В. А. БИБИКОВА

Среднеазиатский научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии

В литературе есть ряд указаний на перенос каменками-плясуньями (Oenanthe isabellina Temm.) блох грызунов (Сергеев, 1936; Дубинин, 1949). Эти факты становятся понятными в связи с тем, что биологической особенностью этой птицы является тесная связь ее с поселениями и норами грызунов (сусликов, сурков, песчанок). Экологическая связь каменки-плясуньи с грызунами, как показали наши наблюдения в Забайкалье и в Тянь-Шане, очень прочна и проявляется во многих чертах жизнедеятельности этой птицы (распространение, сроки периодических явлений, гнездование, питание и др.).

Каменка-плясунья — один из наиболее многочисленных, фоновых видов птиц степного и полупустынного ландшафта Центрально-Азиатской подобласти Палеарктики. Постоянное посещение нор грызунов каменками приводит к тому, что эти птицы переносят эктопаразитов из одной норы в другую, способствуя осуществлению контакта через эктопаразитов между отдельными норами и поселениями грызунов.

Учитывая высокую численность каменок-плясуний в обследованных местах, а также экологическую связь этих птиц с норами грызунов, мы предположили, что каменки могут способствовать распространению по территории эктопаразитов, инфицированных возбудителями некоторых болезней с природной очаговостью.

Методика и материал

Наблюдения над каменкой-плясуньей проводились нами в летние месяцы 1950—1953 гг. в Нарынкольском районе Алма-Атинской области. Маршрутные учеты численности этих птиц и небольшие сборы птиц и гнезд имеются также из некоторых областей Киргизской ССР (Алайская долина, Аксай, Покровские сырты Иссык-Кульской области).

Численность и распределение каменок по территории изучались на маршрутах в ленте шириной в 100 или 200 м. Одновременно проводился учет численности грызунов. Наряду с подсчетом птиц на маршрутах, для ряда участков составлялись карты распределения поселений грызунов и расположения гнездящихся пар и выводков каменки. Общая длина маршрутов по учету численности каменки-плясуньи составила более 6 тыс. км. Закартирована площадь размером более 40 тыс. га.

Размножение и питание изучались путем исследования отстрелянных птиц. Всех отстрелянных птиц мы помещали в бязевые мешочки для последующего сбора с них эктопаразитов. Всего было добыто 404 каменки-плясуньи и собрано с них 417 иксодовых клещей и 310 блох. Дополнительные сведения по размножению каменок получены посредством наблюдений за гнездами и раскопкой их. Всего было раскопано 22 гнезда каменки, из них три гнезда в Алайской долине. В подстилке гнезд мы проверяли наличие эктопаразитов в первый же день после взятия гнезда. Через каждые 2 недели осмотр подстилки гнезд повторялся с целью сбора эктопаразитов, выплаживающихся из яиц, личинок или коконов. Из гнезд каменок-плясуний были собраны 6 742 блохи и 158 клещей.

В 1951 г. в сборе материалов по экологии каменки и ее эктопаразитам принимал участие студент-практикант В. Б. Чекалин.

Распространение и численность

Каменка-плясунья гнездится «от южного Поволжья (от Саратова) до Кавказа, Малой Азии, степей Казахстана, к востоку до предгорий Алтая, Минусинска, Монголии, Тибета, с.-з. Китая, к югу до Туркестана и Ирана. Зимует в Индии, Аравии, сев. Африке» (Дементьев, 1937). Область гнездования каменки-плясуньи заселена сусликами (малым, желтым, краснощеким, большим, реликтовым, длиннохвостым, даурским, светлохвостым), сурками (красным, байбаком, серым, тарбаганом), песчанками (большой, краснохвостой, гребенщиковой, малоазийской, полуденной, когтистой). Именно с норами этих видов грызунов тесно связаны каменки-плясуньи. Представляют интерес места зимовки каменок, расположенные в Индии, Аравии и Северной Африке в связи с тем, что на этих территориях имеются очаги ряда особо опасных болезней, которым свойственна природная очаговость. Учитывая ежегодные перелеты каменок с места зимовок в гнездовые области, расположенные на территории Советского Союза, следует иметь в виду возможность переноса каменками инфицированных эктопаразитов из неблагополучных пограничных районов.

Распространение каменки-плясуньи в Семиречье выяснено еще недостаточно. В. Н. Шнитников (1949) считает, что распространение этой птицы приурочено в основном к низменному Семиречью, хотя наблюдения многих натуралистов свидетельствуют о многочисленности этих каменок также и в горных районах Семиречья. Наши наблюдения и сборы каменок из различных горных районов Семиречья говорят о том, что каменка-плясунья является одним из наиболее многочисленных видов воробьиных птиц в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Основным фактором, определяющим возможность существования этого вида, является наличие нор сусликов, сурков или песчанок. Мы считаем, что частота встречаемости и распределение каменки-плясуньи определяются распространением грызунов.

Зависимость распространения каменок-плясуний от наличия и численности некоторых грызунов иллюстрируется описаниями четырех маршрутов по учету численности этих птиц.

1. На маршруте Алма-Ата — Нарынкол не встречено каменок-плясуний на участке А-Ата — Чиликская Щель; в Щели отмечены единичные плясуньи (есть поселения сурков); по Сюгатинской долине, в горах Тур-Айгыр плясуньи многочисленны, и число встреч этих птиц в ленте маршрута на 10 км составило 8—15 (густые поселения больших песчанок); на Кегенском перевале встречено три-четыре птицы на 10 км маршрута (поселения сурков); на нижней части спуска с Кегенского перевала и на участке от пос. Кегень до Марусиной горки каменки отсутствуют (здесь нет ни сурков, ни песчанок); на участке с. Акбеит — с. Нарынкол плясуньи многочисленны — 10—15 особей на 10 км маршрута, но распределены пятнами, приуроченными к поселениям сурков и реликтовых сусликов.

2. На маршруте Фрунзе — Рыбачье — Пржевальск — Покровские сырты каменки не встречены на участке Фрунзе — Рыбачье. Между Рыбачьим и Пржевальском по северному берегу Иссык-Куля плясуньи встречались вблизи пос. Рыбачьего — на 50 км маршрута отмечено 12 птиц (есть поселения гребенщиковой песчанки). Далее до Пржевальска отмечены единичные встречи этой каменки. На участке Пржевальск — Барскаун встречено две-четыре птицы на 10 км маршрута (поселения реликтового суслика). На участке Барскаун — перевал Суек — единичные встречи каменок (сурки немногочисленны). В Покровских сыртах в районе рр. Тарагая и Карасая численность каменок на 10 км маршрутного хода составила одну-две птицы.

3. На маршруте Рыбачье — Нарын — Атбаши — Аксай плясуньи были встречены вблизи с. Рыбачьего — две-три птицы на 10 км маршрута (поселения гребенщиковой песчанки). В районе Кочкорки каменок нет. На 237—240 км встречено семь плясуний. Далее каменки на маршруте встречены не были до начала спуска к г. Нарыну, где численность каменок составила четыре-пять особей на 10 км маршрута (в этом участке по сторонам дороги наблюдались норы песчанок). Между г. Нарыном и перевалом в Атбаши каменки отсутствуют, не видно и нор грызунов. В Атбашинской долине плясуньи немногочисленны — на 10 км маршрута встречалось две-четыре птицы; несколько больше встречено этих птиц в верхней части долины в урочище Беш-Бельчир и на перевале Кынды, где появляются в большом количестве норы сурков (8—12 каменок на 10 км маршрута). В долине Аксай каменки-плясуньи распространены повсеместно, не

распределение их мозаично, соответствуя в общих чертах распределению поселений серого сурка. Здесь нами было встречено в разных участках от одной-двух до 10—15 птиц на 10 км маршрута.

4. На маршруте по Памирскому тракту от г. Оша до пос. Сары-Таша (Алайская долина) каменки вовсе не были зарегистрированы на первых 150 км Памирского тракта, до подъема на перевал Талдык. На перевале Талдык появляются поселения красного сурка — здесь нами встречено шесть каменок-плясуний на 13 км маршрута. На спуске с перевала Талдык, заселенном сурками, также отмечены эти птицы. В Алайской долине эти каменки обнаружены всюду, где есть норы красных сурков, причем численность плясуний в ленте маршрута составляла по разным участкам долины от двух-трех до 10—15 птиц на 10 км маршрута.

Рис. 1. Частота встречаемости каменки-плясуньи в связи с распределением поселений серого сурка и реликтового суслика

1 — поселения сурков, *2* — поселения сусликов, *3* — места встречи каменки-плясуньи

Более наглядно видна связь распространения каменок с поселениями грызунов на рис. 1.

Схема распределения каменок в обследованном районе хорошо иллюстрирует мозаичность распределения этого вида в пространстве и объясняет особенности распределения крайней пестротой ландшафтных условий в горах, пестротой распределения нор грызунов.

Выявленная связь распределения и численности каменок-плясуний с распределением грызунов может быть использована в практической работе по выявлению отдельных поселений грызунов при широком маршрутном обследовании.

Периодические явления

Первое появление каменок-плясуний в Нарынкольском районе (верховья р. Текеса) отмечено И. И. Стоговым 25 марта 1951 г. В 1952 г. единичные особи каменки появились 22 марта. Массовый прилет этих каме-

нок происходит в третьей декаде марта. К этому времени выходят из зимней спячки серые сурки и реликтовые суслики. Следует отметить совпадение сроков прилета каменок со сроками пробуждения этих грызунов.

В первые дни после прилета каменки очень молчаливы; они не встречаются в верхних частях гор, концентрируясь в долине р. Текеса. Только в конце декады плясуньи появляются в горах среднего течения рр. Большого и Малого Кокпака. Повидимому, еще позже происходит прилет каменок в высокогорные сырты по р. Кокжару и по р. Сарыджасу. Приблизительно через 5—7 дней после прилета птицы занимают гнездовые участки, и активность их заметно возрастает — начинается токованье самцов. Самки в апреле заняты устройством гнезд, и мы неоднократно наблюдали в это время самок, таскавших в норы грызунов сухую траву. В течение апреля у самцов происходит увеличение размеров семенников, что является показателем начавшейся половой активности. Максимального размера семенники у самцов достигают в третьей декаде апреля, к этому же времени отмечается появление в яичниках самок увеличившихся фолликулов, что свидетельствует о начале кладки, которая происходит в последних числах апреля — начале мая. Насиживание яиц наблюдается у каменок в середине и второй половине мая. Во второй и третьей декадах мая в гнездах каменок появляются птенцы — начинается выкармливание молодых.

В различных высотно-ландшафтных зонах сроки периодических явлений значительно разнятся. Например, в зоне, расположенной ниже елового леса (район оз. Тузкуль и под Нарынколом), в 1952 г. в конце мая молодняк уже вылетел из гнезд, в районе среднего течения р. Малого Кокпака (зона елового леса) молодые появились на поверхности только в первой декаде июня, в то время как в сыртовой зоне (верховье р. Кокжара) в третьей декаде июня молодых каменок еще не было видно. В сыртах мы наблюдали 13 мая самку каменки, только еще приступившую к постройке гнезда. Молодняк каменок в сыртах Алайской долины вылетел в 1952 г. в конце июня. О значительной разнице в сроках размножения каменок, обследованных в разных высотных зонах, свидетельствует и генеративное состояние их. Крайние пределы колебаний сроков периодических явлений у каменок в разных высотно-ландшафтных зонах достигают 1 месяца.

В начале июня в предгорной части Нарынкольского района у входов в гнездовые норы наблюдается массовое появление птенцов каменки-плясуньи; у входа в гнездо всегда бросается в глаза белое пятно помета птенцов, проводящих здесь весь день в ожидании птиц-родителей, приносящих корм. Через несколько дней после первого появления птенцов на поверхности они начинают удаляться от гнездовой норы, постепенно осваивая близко расположенные норы, но при опасности птенцы все же стремятся скрыться в свое гнездо. К середине июня птенцы большей части выводков уже хорошо летают, но привязанность их к месту вывода сохраняется продолжительное время. Во всяком случае, птенцы двух выводков, находившихся под наблюдением, держались в районе гнездовой норы более месяца после вылета из нее.

В это время связь каменок с норами продолжает оставаться достаточно прочной. Птицы ночуют в норах грызунов и посещают их с целью добывания корма.

После вылета молодых из гнезд возрастает контакт птичьего населения с норами грызунов.

Учеты встречаемости каменок на маршруте Коксай — Нарынкол длиной в 65 км, проводившиеся многократно (16 учетов) с апреля по август в 1952 и 1953 гг., показывают, что среднее число каменок, встреченных на этом маршруте, возрастает после появления молодых птиц с 9,8 до 25,5.

Наблюдения за размножением каменок позволяют сделать заключе-

ние о наличии у этого вида в обследованном районе одного выводка в течение лета.

В августе выводки у каменки-плясуньи разбиваются, отмечаются осенние кочевки и постепенное продвижение этих птиц из верхних зон гор в долину р. Текеса. Из района Коксая и среднего течения р. Малого Кокпака каменки исчезают в середине августа, т. е. с того времени, когда начинается массовое залегание в спячку сурков. В конце августа наблюдается отлет этих птиц из окрестностей с. Нарынкола, а в 1-х числах сентября удается только изредка увидеть одиночных, задержавшихся с отлетом птиц.

Гнезда каменок

Из общего количества обследованных гнезд 12 было найдено в нежилых норах сурков, девять — в норах реликтовых сусликов и одно гнездо было устроено в щели под большим плоским камнем. Гнезда каменок обычно расположены на небольшой глубине от поверхности земли (40 - 120, в среднем — 78 см) и сравнительно недалеко от выходного отверстия норы (95—310, в среднем 208 см). Значительных различий в глубине залегания и протяженности ходов при расположении гнезд в норах разных грызунов нами не было обнаружено.

Гнездовая камера обычно шаровидной формы и устроена в виде расширения или углубления в сторону от основного хода норы. Диаметр гнездовой камеры равен обычно 12—15 см. Подстилка во всех осмотренных гнездах состояла из сухой травы и в большом количестве — из клочков овечьей шерсти. Лоток гнезда бывает выстлан перьями.

В гнездовых норах каменок ни в одном случае не было обнаружено постоянного обитания грызунов — старых хозяев этих нор.

При раскопке гнезд мы вылавливали от трех и до семи птенцов, в среднем 4,9 птенца на одно гнездо.

В весеннее время (апрель), когда насекомые встречаются на поверхности земли очень редко, мы постоянно наблюдали, как каменки залезали в норы сурков, очевидно, с целью отыскания корма. После пурги, когда поверхность земли полностью покрыта снегом, при осмотре нор сурков удается заметить следы каменок, ведущие в глубинные части норы.

Эти наблюдения подтверждают значение нор грызунов как мест поисков пищи.

Поведение каменок и другие наблюдения

Каменка-плясунья — очень живая и подвижная птица. Особенно активны каменки во второй половине апреля, мае и июне. Весной самцы поют на лету — токуют, причем во время спуска с токовой песней самцы принимают характерную позу, изгибая тело и широко распуская рулевые перья. Голос каменки очень звонкий и сочный. В песне и позывах этих птиц часто можно услышать ноты, заимствованные из звуков, издаваемых другими животными. Характерной особенностью голоса каменки является очень удачное подражание свисту сурков, сусликов, бою перепела и т. д. Интересно, что в тех участках, где каменки живут среди поселений сусликов, чаще слышится в позывах этих птиц свист реликтового суслика и, наоборот, среди поселений сурков обычно можно слышать передразнивание сурчиного свиста. Способность каменок к подражанию голосам других животных не обладает большой устойчивостью: например, на участках, где сурки были истреблены, каменки перестали подражать их голосу.

При истреблении сурков, проводимом путем затравки нор этих грызунов, часть каменок, посещающих затравленные норы сурков, погибает, но значительное число этих птиц сохраняется на обработанных землях. Учеты численности каменок-плясуний на участках, где были уничтожены сурки, свидетельствуют о снижении численности каменок на следующий

год после уничтожения сурков, по крайней мере, в два раза. В последующие годы численность каменок частично восстанавливается.

Неоднократно приходилось наблюдать активное нападение каменок на сурков или сусликов, приблизившихся к гнездовой норе этой птицы, в результате чего грызуны обращались в бегство.

Эктопаразиты

Видовой состав эктопаразитов, собранных с каменок, представлен в табл. 1. Данные о гамазовых клещах будут приведены в отдельном сообщении.

На каменках и в их гнездах в основном встречаются два вида птичьих блох — Ceratophyllus avicitelli Ioff и Frontopsylla frontalis Roths, блохи же грызунов — Oropsylla silantiewi Wagn. и Pectinoctenus nemorosus Tifl. встречаются как исключение.

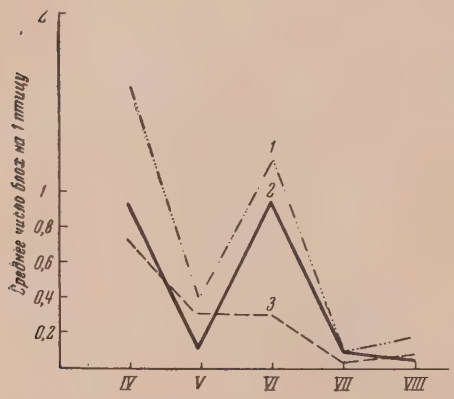


Рис. 2. Сезонное изменение зараженности блохами каменки-плясуньи (данные 1950—1953 гг.)

1 — по обоим видам, *2* — C. avicitelli, *3* — F. frontalis

Первый из отмеченных видов — C. avicitelli — обычный паразит птиц, использующих норы грызунов для устройства гнезд. В дополнение к известным точкам нахождения этого вида в Тянь-Шане (оз. Иссык-Куль), в Восточном Забайкалье, Прибайкалье следует прибавить верховье р. Текеса, Алайскую долину и Центральный Аксай, где блохи указанного вида были встречены нами на ряде видов птиц. F. frontalis — весьма распространенный вид птичьих блох: в особенности часто находят его на каменках-плясуньях. Встречается по всему Тянь-Шаню, Монголии, Забайкалью, Прибайкалью.

Зараженность каменок-плясуний блохами в летние месяцы не остается одинаковой. Изменение ее показано на рис. 2. Наибольшие общие индексы обилия блох на птицах нами отмечены в весенний период — в апреле (1,6), а из летних месяцев — в июне (1,2). В июле и августе численность блох на птицах постепенно снижается, что, по всей вероятности, связано с уменьшением связи птиц со своими гнездами. Однако и при ослаблении контакта с гнездом, где птицы заражаются своими спе-

Таблица 1

Видовой состав эктопаразитов, собранных с каменок и их гнезд

Объект осмотра	Колич. объектов		Число обнаруженных эктопаразитов						
			блох					прочих	
	всего	с эктопаразитами	C. avicitelli	F. frontalis	O. silantiewi	P. nemorosus	всего	I. crenulatus	D. marginatus
Каменки-плясуньи . . .	404	165	181	129	—	—	310	417	·
Гнезда каменки	22	19	4131	2609	1	1	6742	157	1
Всего	426	184	4312	2738	1	1	7052	574	1

цифическими блохами, блохи других видов (блохи грызунов) на птицах не появляются.

Зараженность блохами гнезд каменок очень велика. Из некоторых гнезд удавалось выбрать до 859 блох. Так же как и на птицах, в гнездах встречались два вида — C. avicitelli и F. frontalis, не считая случайной находки O. silantiewi.

Применяя метод последовательных разборок, мы имели возможность проследить полный выплод блох из взятых гнезд. В результате применения такой методики выяснилось, что в гнездах сначала идет интенсивный выплод C. avicitelli, а выплод F. frontalis запаздывает — второй вид как бы сменяет первый (рис. 3). Наибольшая численность в гнезде C. avicitelli отмечается примерно на месяц раньше, чем F. frontalis. Это, как нам кажется, указывает на разные требования к условиям среды для развития этих двух видов.

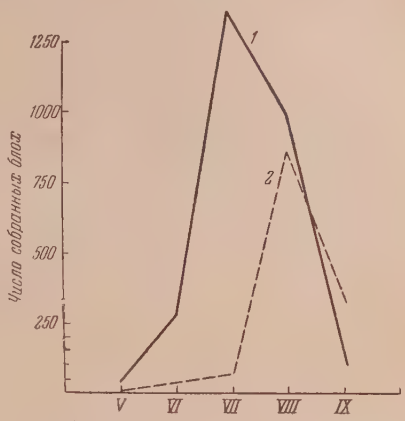


Рис. 3. Численность блох в гнездах каменок в течение мая — сентября (данные 1951 г.)

1 — C. avicitelli, 2 — F. frontalis

Из рис. 3 видно также, что основной выплод блох происходит уже после вылета птенцов из гнезда и продолжается до поздней осени. То же встречается и у других видов птиц (Nordberg, 1936). Нордберг отмечает находки живых блох в гнездах зимой. Можно думать, что и в гнездах каменок блохи остаются до нового заселения гнезда прилетающими весной птицами.

Указанные два вида птичьих блох были сняты нами и с сурков, а также вылавливались на ватный тампон при осмотре нор этих грызунов. Так, например, с 108 сурков в районе оз. Туз-Куль сняты одна C. avicitelli и 20 F. frontalis, что по обоим видам составило индекс 0,2 блохи на одного сурка. При осмотре 1740 нор сурков в 1952 г. были собраны 34 C. avicitelli и 147 F. frontalis, что составляло в среднем 0,1 блохи на одну нору. Здесь следует отметить, что мы нередко встречали норы сурков, в которых было большое количество птичьих блох. Так, например, в долине р. Малого Кокпака в норе сурка № 6 в течение всего 1952 г. при ежемесячных осмотрах с помощью ватного тампона за каждый вылов добывалось до 30—50 птичьих блох.

Находки птичьих блох в норах сурков и на самих сурках подтверждают наличие тесной экологической связи каменок с сурками, а также указывают на обмен птичьими блохами. Контакт между птицами и сурками осуществляется не блохами грызунов, а блохами, специфичными для птиц. Естественно ожидать, что птичьи блохи, перешедшие на сурков, могут вновь нападать на птиц и разноситься ими по территории.

В свете изложенных данных нам представлялось интересным выяснить возможность кровососания блох C. avicitelli и F. frontalis на грызунах. С этой целью мы голодных блох, выплодившихся в гнезде каменки, подсаживали к суркам и песчанкам. Затем последующим просмотром под микроскопом регистрировали кровососание блох. Блох мы содержали при разных температурах и одинаковой влажности с тем, чтобы определить срок переваривания полной порции крови в зависимости от температурных условий.

Кроме того, нами были проведены наблюдения над способностью птичьих блох повторно кусать грызунов и пить кровь через разные про-

Таблица 2

Данные по кровососанию блох C. avicitelli и F. frontalis на сурках и песчанках

Вид	Число блох в опыте	Число блох, пивших кровь	Срок переваривания крови в днях при температуре в °С				Число повторных кормлений	Число блох, пивших кровь повторно, в зависимости от стадии переваривания предыдущей порции крови (в %)				
			0	15—17	20—23	28		I	II	III	IV	V
F. frontalis	580	431	8	5	3,5	2	393	31,1	47,7	51,2	68,4	94,2
C. avicitelli	230	180	7	5	5,5	3	60	25,0	80,0	71,0	90,0	92,0

межутки времени после предыдущего кровососания. Результаты опытов приведены в табл. 2.

Наши наблюдения прежде всего показали, что блохи C. avicitelli и F. frontalis охотно пьют кровь на сурках и песчанках. Далее — сроки переваривания принятой крови меняются в зависимости от температуры. С понижением температуры в пределах нашего опыта срок переваривания крови блохами удлиняется. Птичьи блохи исследованных видов пьют кровь часто. При подсадке блох этих видов на грызунов через 10—12 час. после кровососания они охотно вновь присасывались и пили кровь.

Кроме блох, на каменках и в их гнездах нами встречены и клещи. За исключением одного самца Dermacentor marginatus Sulz., найденного в гнезде, иксодовые клещи были представлены Ixodes crenulatus Koch. Всего с птиц и из гнезд собрано 574 экз. I. crenulatus. На самих птицах клещи встречались редко, но зараженность некоторых из них была довольно высокой. Так, например, в апреле 1952 г. с одной каменки мы сняли 193 клеща I. crenulatus.

Зараженные клещами каменки в подавляющем большинстве случаев были добыты на участках, где в прошлые годы были истреблены сурки — основные хозяева клещей этого вида. Это наблюдение говорит о том, что на территориях, где проводятся работы по истреблению сурков, роль каменок в переносе и рассеивании клещей возрастает и может быть значительной. В тех же местах, где истребление сурков не проводилось, перенос клещей каменками происходит редко и вряд ли имеет какое-либо практическое значение.

Из числа 417 клещей I. crenulatus, собранных с 404 каменок, основная масса была представлена личинками и нимфами, взрослых самок было только четыре.

Выводы

1. Экологические особенности каменки-плясуньи свидетельствуют о наличии связи этой птицы с поселениями и норами грызунов (сусликов, сурков, песчанок).

2. Несмотря на наличие тесной экологической связи каменки с грызунами, роль этих птиц в переносе и рассеивании блох, свойственных грызунам, ничтожна.

3. Контакт каменок с грызунами осуществляется посредством обмена птичьими блохами — C. avicitelli и F. frontalis.

4. Блохи каменок охотно пьют кровь грызунов, в связи с чем представляет интерес экспериментальное выяснение возможности передачи инфекции птичьими блохами.

Литература

Дементьев Г. П., 1937. Полный определитель птиц СССР, т. IV, КОИЗ.
Дубинин В. Б., 1949. Птицы Даурской степи и их роль в распространении блох, Изв. Иркутск. гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, т. VII.
Иофф И. Г., 1949. Aphaniptera Киргизии.
Иофф И. Г. и Ростигаев Б. А., 1950. Пятое добавление к Вагнеровскому каталогу. Эктопаразиты. Фауна, биология и практическое значение, вып. 2.
Сергеев А. И., 1936. К вопросу о переносе блох грызунов птицами, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XV, вып. 3.
Шнитников В. Н., 1949. Птицы Семиречья. Изд-во АН СССР.
Nordberg S., 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen, Acta Zool. Fennica, 21.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

О ЧИСЛЕННО ПРОГРЕССИРУЮЩИХ ВИДАХ ПТИЦ В ДРЕВЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ СТЕПИ

И. Д. ИВАНЕНКО

В течение продолжительного времени (1932—1949 гг.) нами проводились наблюдения за позвоночными животными в районе Причерноморской степи, преимущественно на территории нынешних Запорожской и Херсонской областей. Наблюдениями были охвачены как открытые степные пространства, так и древесные насаждения, различные по возрасту и агрикультурному состоянию. В 1946 г. были проведены специальные зоологические исследования в наиболее старом древесном массиве района — в парках Аскании-Нова, а с мая по сентябрь 1949 г.— на гнездовых посевах дуба в окрестностях г. Одессы и в других местах.

В настоящей статье нет возможности изложить более или менее полно материалы по затрагиваемому вопросу, поэтому мы приводим результаты наблюдений в обобщенном виде. Необходимые сведения о фауне района, о характере посадок, в которых проводились наблюдения, а также об условиях открытых пространств, можно найти в работах Г. М. Высоцкого (1928), И. К. Пачосского (1915), И. Д. Иваненко (1936, 1940), Н. И. Дергунова (1928), А. А. Браунера (1928), М. В. Шарлеманя (1924) и др.

В 60-летних парках Аскании-Нова живут два вида амфибий, два вида рептилий, 24 вида птиц (если не считать пролетных) и 12 видов млекопитающих. По характеру связи с парками все указанные виды распределяются на четыре экологические группы.

I группа — виды, весь цикл жизнедеятельности которых не выходит за пределы парков. Сюда относятся: из птиц — кукушка, чеглок, иволга, три вида славок, соловей и синица большая; из млекопитающих — хорь обыкновенный, мышь лесная и крыса серая.

II группа — виды, живущие в парках, но пищу добывающие не только в парках, но и в других стациях. К этой группе относятся из птиц — сорока, сорокопут-жулан, коноплянка и зеленушка; из млекопитающих — два вида рукокрылых — вечерница ранняя и нетопырь малый.

III группа — виды, которые одинаково живут и в открытой степи, и в парках. Эту группу составляют: амфибии — жаба зеленая и чесночница; рептилии — уж обыкновенный и ящерица прыткая; млекопитающие — еж, ласка, хорь степной, куница каменная, заяц, хомяк обыкновенный и мышь курганчиковая.

IV группа — виды, живущие в парках, но питающиеся только за счет степных биоценозов. Такими являются аист белый, пустельги степная и обыкновенная, кобчик, горлица, сизоворонка, грач, ворон, галка, скворец, сорокопут чернолобый и овсянка черноголовая.

В ценозе парков Аскании, равно как и в других древесных насаждениях степи, ведущую роль играют виды последней — IV группы. Некоторые из них при отсутствии факторов, сдерживающих их размножение, численно увеличиваются и прямо или косвенно оказывают влияние на весь ценоз. Приведем краткое описание жизнедеятельности отдельных видов.

1. Грач (Corvus frugilegus L.) живет в Аскании-Нова в течение всего года. Местные грачи на зиму откочевывают в юго-западном направлении, а на их место прилетают стаи гнездящихся в более северных районах. Сказанное подтверждают случаи добывания грачей, окольцованных на юге Украины, в южных районах Западной Европы, а также то, что к весне количество грачей в Аскании сильно увеличивается. Так, например, в зиму 1945/46 г. здесь держалась стайка грачей и галок в количестве 500—600 особей, а в марте их численность начала возрастать, достигнув к середине апреля 13—15 тыс. особей. Это примерно соответствовало числу грачей в колонии в июне предыдущего, 1945 года.

В 1946 г. в парках Аскании гнездилось более 6000 пар грачей. Гнездование началось в последних числах марта и продолжалось до середины апреля. Более старые птицы гнездятся первыми, а молодые приступают к гнездованию несколько позже. Негнездящихся особей в колонии обычно мало. Это всегда самки, которым не хватает самцов. Яиц в гнездах бывает от 3 до 5, но чаще 4 шт. Насиживают только самки, в связи с чем только у них развивается наседное пятно. Самец в период насиживания снабжает самку кормом. Птенцы вылупляются из всех насиживаемых яиц. При просмотре более 1000 гнезд неоплодотворенные яйца (болтуны) не были обнаружены. При резком охлаждении яиц, что достигалось путем вспугивания наседок с гнезд в дождливую погоду, зародыши в яйцах не погибали и при дальнейшем насиживании продолжали развиваться. Вылупившиеся птенцы также отличаются значительной выносливостью; от намокания под дождем не погиб ни один птенец. До оперения птенцов всю семью снабжает кормом только самец, а позже и самка. В отсутствие старых птиц птенцы, ползая по гнезду, иногда сваливаются на землю; в 1946 г. в колонии выпало и погибло 280 птенцов. Полностью оперившихся птенцов грачи выводят в степь и почти до начала августа держатся с ними вместе, приучая их к самостоятельному добыванию корма.

Хищников, которые так или иначе влияли бы на грачей, в Аскании-Нова не отмечено.

Условия питания грачей в степи очень благоприятны. По литературным данным и по нашим наблюдениям, грачи всеядны. Можно сказать, что из животных они не поедают только тех, которые по своей подвижности не могут быть пойманы, или тех, которые по своей скрытности не могут быть найдены. Из растительных объектов не поедаются вегетативные части растений. Проглоченные вместе с другой пищей, листья и стебли злаков и двудольных трав выбрасываются в погадках непереваренными. Для определения состава пищи грачей нами проанализированы 728 погадок и 260 желудков птиц разного возраста, взятых в разное время года, а также проведены наблюдения на местах питания — на целинах, на полях, возле населенных пунктов и т. п. В отдельные сезоны года у грачей наблюдается некоторая приуроченность к кормам. Так, например, в желудках и погадках, собранных в период с 15 июля 1945 г. по 28 марта 1946 г., отмечены только зерна пшеницы, ячменя, овса, ржи, кукурузы, проса и луковички мятлика (Poa bulbosa var. vivipara). Только в трех погадках отмечены раковины моллюсков — морских (Cardium, Mitilaster) и пресноводных (Teodoxus). В желудках и погадках, собранных в период с 2 по 28 апреля 1946 г., встречаются те же осенне-зимние корма и дополнительно различные жуки и их личинки. В период размножения животные корма для грача становятся необходимыми. При периодическом похолодании в апреле, когда насекомые на поверхности земли мало заметны, грачи начинают поедать даже жаб (Bufo viridis Laur.), находя их в изобилии возле водоемов, т. е. в местах их размножения[1]. С начала вылупления птенцов потребность в животной пище еще более увеличивает-

[1] Пойманную жабу грач переворачивает, пробивает клювом отверстие в брюшной стенке, вытягивает и поедает внутренности, а затем ее бросает.

ся. До конца июня молодые и старые птицы питаются почти исключительно животной пищей: из насекомых поедаются саранчовые, муравьи, жуки-навозники, чернотелки, мелкие жужелицы, личинки жуков и чешуекрылых; из позвоночных — ящерицы (Lacerta agilis L.) и общественные полевки (Microtus socialis Pall.). С июля и до начала зимнего сезона, питаясь в значительной мере растительным кормом (семенами), грачи начинают все больше повреждать урожай и посевы озимых культур.

Таким образом, биотическая среда для грачей в условиях Причерноморской степи весьма благоприятна — пищи много, хищники отсутствуют. Точно так же и среда абиотическая в весенний, летний и осенний периоды не оказывает на них сколько-нибудь заметного отрицательного влияния. На зиму же местные грачи, как было сказано выше, откочевывают в юго-западном направлении.

Можно сказать, что в условиях Причерноморской степи почти не имеется факторов среды, которые сдерживали бы нарастание численности грача как вида, связанного гнездованием с древесными насаждениями и питающегося за счет ценозов открытых степных пространств. Регулирующим фактором остается только человек.

2. Пустельга обыкновенная (Falco tinnunculus L.), пустельга степная (F. naumanni Fleisch.) и кобчик (F. vespertinus L.) прилетают весной и отлетают осенью неодновременно. Пустельги прилетают в середине марта, а кобчики 10—17 апреля. Все три вида не приступают по прилете к строению гнезд, а держатся в парках только на ночевках и днем во время отдыха. Вообще эти соколы в парках Аскании-Нова, как и в других местах, самостоятельно гнезд не строят. Только пустельга обыкновенная иногда в середине апреля, отвоевая у грачей поодиночно расположенные недостроенные гнезда, достраивают их и уже в конце апреля — начале мая начинает класть яйца. Бо́льшая же часть пустельг и все кобчики используют готовые гнезда грачей в конце мая и в начале июня, когда после вылета молодых гнезда оказываются свободными. Даже те особи соколов, которые гнездятся в дуплах, занимают последние только тогда, когда их первые хозяева — галки уже выводят своих птенцов. Поэтому количество соколов на гнездовании в парках зависит от количества гнездящихся грачей. Так, в 1945 г. грачиная колония была разрушена не полностью, на деревьях после вылета молодых грачей осталось более 1000 гнезд, в них загнездилось более 400 пар соколов, давших приплод около 1200 птенцов. Иное явление наблюдалось в 1946 г., когда в порядке борьбы с грачами их гнезда были разрушены более основательно. В этом году весной соколов появилось тоже много, но в июне насчитывалось только 182 пары — число, соответствовавшее количеству оставленных грачиных гнезд.

В бо́льшей части кладок отмечалось по четыре яйца, 28% гнезд имели по три и пять яиц. В конце июня начинают вылупляться птенцы, что совпадает со временем массового появления в степи прямокрылых насекомых, служащих соколам пищей. В конце июля молодые птицы становятся летными. С августа и до времени отлета молодые и старые птицы держатся в степи, а на ночь слетаются в парки.

Экологические отличия между тремя рассматриваемыми видами соколов заключаются главным образом в особенностях их питания. Кобчики, в отличие от пустельг, добывают себе пищу рано утром и поздно вечером. В их пище преобладают жуки-хрущи, плавунцы, сумеречные виды из семейства жужелиц, а также полевки, мыши, жабы и чесночницы. У пустельг в пище преобладают дневные насекомые и редко встречаются мелкие грызуны. Более поздний прилет кобчиков весной объясняется тем, что в холодные весенние вечера сумеречные животные, служащие пищей кобчикам, еще мало деятельны и потому трудно добываемы. Зато ближе к осени, когда численность таких видов увеличивается, кобчики отлетают позже пустельг на 15—20 дней (средние сроки отлета пустельг — 6 сен-

тября, а кобчиков — 24 сентября). Сроки отлетов несколько меняются в теплые зимы, когда пустельги тоже задерживаются или даже остаются зимовать на месте в количестве двух-пяти пар. Ежегодный прилет весной большого количества птиц в Асканию-Нова свидетельствует о большой выживаемости соколов на местах зимовок.

В условиях степи, при наличии древесных насаждений и гнездящихся в них грачей, численность кобчика и пустельги нарастает.

3. Аист (Ciconia ciconia L.) прилетает в район Аскании-Нова в середине апреля. Количество прилетающих на гнездование птиц по отдельным годам сильно колеблется. До 1946 г. наблюдалось увеличение числа птиц, гнездящихся на деревьях. Например, в 30-х годах гнездившиеся в Аскании-Нова 6—8—12 пар аистов строили свои гнезда главным образом на крышах зданий; в 1945 г. из 34 гнездящихся пар шесть построили гнезда на постройках и 28 на деревьях; в 1946 г. из 23 гнезд четыре были построены на зданиях и 19 на деревьях. Гнездованию аистов на деревьях в последние годы способствовало состояние деревьев в парках: у многих старых осокорей, ильмов и ясеней были сухие вершины и боковые ветви, что представляло для аиста удобства при посадке на деревья и при взлетах в период строения гнезд.

В 1946 г. в 23 гнездах взрослого состояния достигли 43 аиста, из которых 11 были взяты для нужд зоопарка, а остальные улетели на зиму вместе со старыми птицами. Последние аисты наблюдались 27 августа. В предыдущем, 1945 г. из гнезд вылетели 62 молодых аиста и 68 старых птиц. Таким образом, из отлетевших в 1945 г. 130 птиц вернулось в 1946 г. 51 (46 участвовали в размножении и пять были холостыми), а остальные 79, повидимому, погибли на зимовках и во время перелетов.

Питаются аисты в Аскании-Нова главным образом насекомыми. В одной погадке насчитывалось до 1799 шт. насекомых (прямокрылые).

Хищников и других врагов, которые ограничивали бы увеличение численности аистов, на месте гнездования нет. Гибнут аисты только на местах зимовок и на перелетах. Несмотря на последнее, увеличение количества аистов за 15-летний период дает основание считать и этот вид численно прогрессирующим в степи, если имеются в достаточном количестве деревья, пригодные для его гнездования.

4. Галка (Coloeus monedula L.), сизоворонка (Coracias garrulus L.) и скворец (Sturnus vulgaris L.) гнездятся в парках в дуплах деревьев и в дуплянках, устраиваемых для пустельг и акклиматизируемых уток-огарей. Эти три вида во многом характеризуются общими экологическими чертами. В парках они занимают почти одну и ту же «нишу». Галка — оседлый вид. Все места, пригодные для гнездования, она начинает занимать уже с конца марта, когда сизоворонка еще отсутствует. Скворцы используют только те дупла, которые не может использовать галка. Сизоворонка прилетает обычно в конце апреля — начале мая, когда все дупла заняты галками. В апреле и в мае между данными тремя видами идет непрерывная борьба за дупла как места гнездования. Победителем чаще оказывается галка, затем — сизоворонка, и последнее место в этом ряду занимает скворец.

Галка и сизоворонка в течение лета имеют по одному выводку. Каждая пара выводит по четыре-пять птенцов. Скворцы же дают два приплода, в каждом по три-пять птенцов; вторично гнездится не менее одной трети всех старых птиц.

В гнездовой период все три вида питаются животной пищей (галка и скворец — насекомыми, а сизоворонка — насекомыми и ящерицами), добывая ее в одних и тех же местах, но по-разному: галки и скворцы, двигаясь по земле, всегда активно разыскивают объекты питания, а сизоворонки, как правило, сидя на возвышенной точке, чаще на телеграфных столбах и проводах, высматривают добычу, потом слетают и захватывают ее.

В послегнездовой период старые и молодые галки присоединяются к стаям грачей и переходят на питание животно-растительной пищей, а скворцы группируются в самостоятельные стаи, иногда огромных размеров (до 10 тыс. особей), целые дни проводят в поле, а на ночь возвращаются в парки.

Сизоворонки в 1946 г. гнездились в парках в количестве трех пар. В послегнездовой период молодые и старые птицы ведут одиночный образ жизни. До времени отлета они днем держатся в степи и только на ночлег собираются в парки. За все время наблюдений в открытой степи и в древесных насаждениях нам ни разу не приходилось отмечать случая гибели сизоворонок по каким-либо причинам естественного порядка.

Скворцы на зиму обычно откочевывают из района Аскании, но в мягкие малоснежные зимы в небольшом количестве остаются на месте. Весной они ежегодно появляются в таком огромном количестве, что им никогда не хватает мест для гнездования. Следовательно, ежегодная выживаемость этого вида высокая, численность его особей в Причерноморской степи с каждым годом увеличивается.

Из сопоставления размножаемости и выживаемости галок, сизоворонок и скворцов можно сделать вывод, что скворец размножается более интенсивно и выживает в большем проценте, чем два других вида. Галка, являясь эврифагом, даже зиму проводит на месте, а сизоворонка, будучи типичным зоофагом, вынуждена из-за недостатка корма и низких температур откочевывать на зиму в южные (тропические и субтропические) районы, где отсеивающая роль среды бо́льшая. Последним можно объяснить и тот факт, что, несмотря на ежегодный приплод, весной в Асканию сизоворонки прилетают в количестве двух-четырех пар.

Все вышесказанное заставляет думать, что в будущем, в условиях облесенной степи, при наличии в посадках достаточного количества дупел и дуплянок, из данных трех видов численно будут прогрессировать скворцы и галки.

5. Ворон (Corvus corax L.) — гнездится в парках ежегодно в количестве одной-двух пар, но почти никогда его приплод не выживает до взрослого состояния. В мае, когда снимаются грачиные гнезда, заодно, по ошибке, снимают и гнезда воронов.

Тем не менее вороны остаются постоянными обитателями парков и ежегодно гнездятся.

6. Горлица (Streptopelia turtur L.) гнездится в парках в количестве семи-восьми пар. Результаты размножения этого вида не прослежены. В период гнездования горлицы кормятся в парках и вблизи последних. В послегнездовой период, до времени отлета, кормятся на полях, поедая зерна различных культурных растений. В посадках Причерноморской степи, даже в молодых, горлицы весьма обычны и увеличиваются в числе по мере подрастания новых насаждений.

7. Сорокопут чернолобый (Lanius minor L.) гнездится по краям парков на деревьях, на высоте 4—5 м. В 1946 г. гнездилось 11 пар. Во всех гнездах вывелись птенцы. В июле старых и молодых птиц насчитывалось от 48 до 57 особей. Динамика численности сорокопутов в парках не прослежена полностью, но заселение этим видом всех подрастающих вновь высаженных лесных полос позволяет считать его одним из тех видов, который в будущем в степи численно увеличится.

8. Овсянка черноголовая (Emberiza melanocephala Scop.) отмечена нами на гнездовании в Аскании-Нова в количестве одной пары, и мы ее вносим в список данной группы птиц на том основании, что она в последние годы, в связи с лесонасаждениями, быстро расселяется с востока на запад. Так, например, в 1935 г. на юге Украины этот вид нигде не встречался западнее г. Осипенко, затем, в 1937 г. он найден в Геническом районе, а в 1946 г.— в Аскании. Стало быть, за 9 лет овсянка продвинулась на запад более чем на 360 км.

Таким образом, создание древесных насаждений должно способствовать численному нарастанию перечисленных 12 видов птиц, питающихся за счет биоценозов открытых степных пространств, что определенным образом отразится на всех остальных видах, входящих в состав ценоза древесных насаждений и межполосных открытых пространств. С хозяйственной точки зрения увеличение количества этих видов является весьма желательным в связи с тем, что они, будучи в большинстве насекомоядными, будут способствовать охране урожая от вредителей. Такой зерноед-

ный вид, как горлица, не может считаться вредным, во-первых, потому, что она поедает только опавшие на землю зерна, а во-вторых, она полезна как объект спортивной охоты в степи. Совсем иначе следует рассматривать вопрос о размножении грачей. Н. А. Рашкевич и Б. В. Добровольский (1953), занимавшиеся изучением грача в Ростовской области, т. е. в степных условиях, присоединились к мнению многих авторов, ранее писавших о граче; они заявили о большой пользе этого вида и указали на необходимость всемерной его охраны. На основании наших данных мы считаем, что это утверждение является ошибочным и, если оно станет достоянием практических работников, может обусловить значительный хозяйственный ущерб. Приведем некоторые факты.

На территории колхоза им. Кирова, Близнецовского района, Харьковской области (с. Самойловка) в 1920 г. был парк на площади около 40 га с хорошо развитыми ильмами, осокорями, ясенями, кленами остролистными, дубами и липами, которые достигали в высоту 25 м и более. В те же годы в парке поселилась небольшая колония грачей. В 1932 г. почти на каждом большом дереве было до десятка грачиных гнезд, а на отдельных деревьях — по 22—28 гнезд. Гнезда строились из сломанных на тех же деревьях живых веточек и из различного мусора. В период выкармливания птенцов все листья на деревьях были покрыты пометом, на земле лежали и разлагались выпавшие из гнезд птенцы и остатки пищи грачей, что привлекало массу различных саркофагов из насекомых и пр. Большинство деревьев, занятых гнездами грачей, были больными, их стволы и ветви были поражены короедами, вершины были усохшими. В 1936 г. бо́льшая часть деревьев отмерла и была срублена. При посещении этого парка в 1940 г. мы могли видеть только кустарниковые заросли из побегов от пней, в которых жили лесные мыши, ежи, из птиц — соловьи, два вида славок, садовая овсянка и сорокопут-жулан. В годы процветания грачиной колонии (1926—1935) население с. Самойловки и других соседних сел ежегодно охраняло посевы подсолнуха и баштаны, тем не менее значительная часть урожая всегда уничтожалась грачами.

В совхозе им. Чкалова, Н. Троицкого района и в совхозе им. Парижской коммуны, Каланчакского района, Херсонской области до 1932 г., т. е. до начала массового поселения грачей, были парки с хорошо развитыми деревьями — высотой в 15—20 м в возрасте 30—40 лет. В 1925 г. парки были настолько повреждены грачами, что началась вырубка отмерших деревьев. В 1937 г. в совхозе им. Чкалова парк был полностью вырублен, а в совхозе им. Парижской коммуны мертвые деревья заменены новыми посадками.

В парках Аскании-Нова в 1946 г. грачи построили более 6000 гнезд. В каждое гнездо было уложено в среднем 270 прутиков, из которых 37% составляли живые веточки, сломанные на деревьях. Вес живых веточек из одного гнезда равен 0,9 кг, а для всех 6000 гнезд — 5,4 т. В результате такого обламывания побегов и вследствие сильного загрязнения листьев экскрементами деревья начали болеть, появились сухие вершины, на стволы и ветви напали короеды и усачи. Хозяйству пришлось затратить более 50000 руб. на борьбу с грачами и короедами, чтобы спасти парки. В том же году в хозяйстве Аскании грачи полностью уничтожили 200 га подсолнуха и сильно повредили огороды, несмотря на усиленную охрану. Весной на полях, занятых пострадавшими в зиму озимыми культурами, был сделан подсев рядовыми сеялками; грачи, пользуясь следами сошников сеялки, выбрали из земли бо́льшую часть высеянного зерна (на площади около 300 га!), что привело к сильному изреживанию посевов.

Выводы

1. Численно прогрессирующими позвоночными в степи в связи с наличием древесных насаждений являются те виды птиц, которые питаются за счет биоценозов открытых степных пространств, а убежища и места гнездования имеют в древесных посадках.

2. Такие численно прогрессирующие виды, как пустельга обыкновенная, пустельга степная, кобчик, аист, сизоворонка, скворец, ворон, горлица, сорокопут чернолобый и овсянка черноголовая являются полезными и должны быть всемерно охраняемы.

3. Полезная деятельность грача (уничтожение большого количества вредных насекомых и даже грызунов) перекрывается вредом, который он причиняет древесным посадкам и прилегающим полям. В будущем, при полном освоении травопольной системы земледелия, когда вредители на полях исчезнут благодаря высокой агрикультуре, древесные насаждения будут более развитыми, нарастание численности грачей (и галок) может

быть еще более вредным. Поэтому в районах, где травопольная система земледелия уже освоена, численность грачей необходимо регулировать, оставляя столько гнездящихся пар, сколько необходимо для сохранения на гнездовании мелких соколов. В посадках одного степного колхозного хозяйства можно допустить ежегодное гнездование не более 100 пар грачей.

Литература

Браунер А. А., 1899. Об охране птиц, полезных для сельского хозяйства, Докл. ком. Херсонск. губ. земства.— 1912. О вредных и полезных птицах (Херсонской, Бессарабской и Таврической губ.).— 1928. Список млекопитающих заповедника Аскания-Нова, Вісті Держ. степ. заповідника «Чаплі», т. IV.

Волчанецкий И. Б., 1940. Основные черты формирования фауны агромелиоративных лесонасаждений степной полосы Украины, Праці Харківськ. н.-досл. ЗБІ, т. 8—9.

Высоцкий Г. М., 1928. Про лісові насадження парків заповідника Асканія-Нова, Вісті Держ. степ. заповідника, т. IV.

Гроте Г., 1915. Краткий обзор перелета птиц в Аскании-Нова в 1914 году, Птицеведение и птицеводство, вып. 3—4.

Дергунов Н. И., 1928. Дикая фауна Аскании, сб. Степной заповедник «Чапли».

Иваненко И. Д., 1936. Матеріали до вивчення біоценозів заповідного степу Асканії-Нова, Праці Харківськ. н.-досл. ЗБІ, т. 1.— 1940. Microtus socialis Pall. як основний компонент ценоза Присиваського степу, Наук. зап. Херсонськ. пед. ін-ту.

Пачосский И. К., 1909. Материалы по вопросу о сельскохозяйственном значении птиц.— 1915. Описание растительности Херсонской губернии. ч. 1. Степи.

Рашкевич Н. А. и Добровольский Б. В., 1953. Об экологии и значении грача в условиях хозяйства, освоившего травопольную систему земледелия, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Шарлемань М. В., 1924. Матеріали до орнітофауни Держ. степ. заповідника «Чаплі», Вісті Держ. степ. заповідника «Чаплі», т. III.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

К СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ КИШЕЧНИКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СВЯЗИ С ХАРАКТЕРОМ ПИТАНИЯ

Ф. ХАЛИЛОВ

Кафедра зоологии позвоночных Казахского гос. университета и кафедра гистологии и эмбриологии Алма-Атинского ветеринарно-зоотехнического института

Одной из основных задач морфологических исследований является выяснение динамики воздействия факторов внешней среды на живую систему, на организм в целом, и характера ответных реакций организма на эти воздействия.

Как известно, пищеварительная система в ряду других систем организма наиболее подвержена влиянию факторов среды, в частности — характера пищи, а также способа питания животного. Известно также, что изменение характера пищи и процесса ассимиляции и диссимиляции лежит в основе эволюции организма. Поэтому объяснения тех или иных морфологических закономерностей и исторических путей изменения строения животных организмов надо прежде всего искать в образе жизни животных и в типе их питания, филогенетически определивших направление изменений пищеварительной системы. Поэтому сравнительно-морфологическое изучение кишечника животных, питающихся различного рода пищей, представляет интерес для познания закономерности воздействия типов питания на строение кишечника и также может иметь практическое значение в деле изучения физиологии пищеварения домашних и промысловых животных.

В имеющейся литературе до сих пор нет достаточного материала, освещающего в сравнительно-морфологическом или сравнительно-физиологическом аспекте влияние характера питания на строение кишечника.

Данные старых авторов (в том числе и Оппеля) о строении кишечника частью подытожены в руководствах В. Элленбергера (1911), В. Бидермана (1911) и М. Вебера (1927 и 1928): все они носят описательный характер. Более новые работы или тоже имеют описательный характер, или касаются только микроструктуры кишечника отдельных животных (Авербург, 1933; Лепнева, 1933; Кузнецов, 1935; Лихачев, 1946; Алеев, 1951), или же касаются иннервации кишечника (Лаврентьев, 1946; Колосов, 1949; Иванов, 1951, и др.) и мало или совсем не разбирают общую структуру кишечника. И только в последнее время начинается изучение микроструктуры кишечника в связи с его функцией, родом пищи животного (Обухова, 1948; Величко и Макеева, 1949; Гребенщикова, 1952, и др.).

Наша статья является результатом сравнительного микроморфологического изучения кишечника некоторых представителей отрядов млекопитающих в связи с характером их питания — насекомоядных, рукокрылых, грызунов, хищных, парнокопытных и непарнокопытных.

Среди млекопитающих наиболее коротким кишечником обладают животные насекомоядные (в том числе и летучие мыши), а также хищные, более же длинным кишечником — животные, питающиеся растительной

пищей,— грызуны и особенно копытные[1]. Длина кишечного канала, как известно, изменяется сообразно типам питания животных, в известной мере независимо от их систематического положения.

Среди исследованных нами млекопитающих насекомоядные обладают сравнительно коротким пищеварительным каналом, длина которого превосходит длину тела в 2,5—4,2 раза. Особенно короткий кишечник у летучих мышей — он превосходит длину тела не более чем в 2,5 раза. У хищных длина пищеварительного тракта больше длины тела в 2,7 (ласка) — 6,3 раза (собака). Среди хищных сравнительно длинный кишечник имеется у собаки и барсука, которые употребляют и растительную пищу, а у типичного хищника — ласки, питающейся только животной пищей, кишечник наиболее короткий. Максимальное развитие получает кишечник у грызунов и различных копытных. Хотя и грызуны и копытные одинаково питаются растительной пищей, в соотношении длины их пищеварительного тракта и длины тела есть значительная разница. У грызунов длина пищеварительного тракта превосходит длину тела в 5 (песчанка) — 11,5 раза (морская свинка), а у копытных — в 12 (лошадь) — 29 раз (овца).

Характер питания оказывает существенное влияние не только на общую длину кишечника, но и на развитие его отделов. Из исследованных нами животных слепой кишки нет у насекомоядных и рукокрылых; толстый отдел у этих млекопитающих составляет 26—30% длины кишечника.

При незначительной общей длине пищеварительного тракта самым коротким толстым и, соответственно, относительно длинным тонким отделом кишечника обладают представители хищных. Слепая кишка у хищных отсутствует или развита слабо. У тех видов хищных, которые питаются только животной пищей, наряду с укорочением общей длины кишечника, происходит наибольшее укорочение толстой кишки, а у других видов, которые питаются, кроме животной, еще и растительной пищей, наряду с удлинением общей длины кишечника происходит и относительное удлинение толстой кишки. Это подтверждается и данными Т. В. Сахаровой (1949). У грызунов толстая кишка составляет от 29 до 53% длины кишечника, тогда как у насекомоядных и рукокрылых она составляет 26—30%, у хищных — от 13 до 22%, у копытных — от 19 до 23%.

Приведенные сопоставления позволяют предположить, что толстый отдел кишечника у грызунов играет более значительную роль в процессе пищеварения, чем у других млекопитающих.

Значительное разнообразие наблюдается и в степени развития ворсинок. У насекомоядных ворсинки развиты сравнительно хорошо. Наиболее высоки ворсинки у ежа; в тощей кишке высота их достигает 800 μ. У летучих мышей ворсинки также хорошо развиты, высота их достигает 630 μ и они располагаются очень густо, а ворсинки тощего отдела разветвляются, что резко увеличивает всасывающую поверхность слизистой оболочки (рис. 1). Можно полагать, что у летучих мышей, имеющих самый короткий кишечник среди млекопитающих, эволюция кишечника пошла не по пути увеличения общей длины кишечника, а по пути усложнения структуры его слизистой оболочки.

Среди грызунов ворсинки наиболее высоки у дикобраза, домовой мыши и слепушонки. Высота ворсинок доходит до 600—680 μ. Наоборот, у песчанки и тушканчика ворсинки сравнительно низки — около 300—400 μ. Как и у насекомоядных, относительно высокие ворсинки у грызунов встречаются в тощей кишке (и редко в двенадцатиперстной), а в остальных отделах ворсинки низкие.

Почти у всех представителей хищных ворсинки кишечника достигают исключительно большой высоты. У кошки ворсинки в двенадцатиперстной кишке имеют в высоту 500 μ, в тощей — 550 далее, в подвздошном от-

[1] Условно мы копытными далее именуем парнокопытных и непарнокопытных.

деле, они понижаются до 400 μ и становятся значительно уже. У собаки ворсинки кишечника развиты лучше, особенно высоки они в двенадцатиперстном отделе кишечника, где высота их достигает 700 μ. У корсака ворсинки кишечника еще выше и в двенадцатиперстной кишке достигают 780 μ, в тощей — 800 μ, в подвздошной понижаются до 380 μ. У хорька ворсинки хорошо развиты на всем протяжении тонкой кишки. Они особенно высоки и густо располагаются в тощем отделе кишечника, где высо-

Рис. 1. Тощая кишка (средний отдел) летучей мыши (рыжей вечерницы), поперечный разрез стенки

та их доходит до 800 μ. У ласки ворсинки кишечника развиты хорошо по всей длине тонкой кишки, достигая высоты 600 μ. Здесь ворсинки довольно узкие и располагаются густо (рис. 2). У барсука ворсинки также хорошо развиты, наиболее высокие ворсинки, высотой до 800 μ, располагаются в тощем отделе кишечника.

Рис. 2. Тощая кишка (средний отдел) ласки, поперечный разрез стенки

Таким образом, у всех представителей хищных ворсинки развиты хорошо; они высоки, особенно в тощем отделе кишечника, и располагаются очень густо. Это обстоятельство является свидетельством того, что плотоядное питание обусловливает не только сокращение длины кишечника, особенно его толстого отдела, но и исключительно хорошее развитие ворсинок кишечника.

У копытных ворсинки кишечника сравнительно низкие и широкие. На примере копытных мы можем отметить обратную корреляцию между высотой ворсинок и длиной кишечника. Такая закономерность выявляется при сравнительном изучении различных копытных: у лошади, имеющей более короткий кишечник, ворсинки кишечника значительно выше (в тощей кишке высота 420 μ), чем у овцы и коровы, отличающихся наибольшей длиной тонкого отдела кишечника.

Изложенные данные позволяют отметить, что увеличение всасывающей поверхности кишечника в ходе эволюции млекопитающих шло в направлении увеличения длины и объема кишечника (копытные) и в направлении высокой дифференциации кишечных ворсинок при коротком кишечнике (хищные). Грызуны при сравнительно небольшой длине тонких кишок и при сравнительно объемистой толстой кишке сохранили довольно высокие кишечные ворсинки.

Исследователи обычно не обращают достаточного внимания на внутреннюю структуру толстого отдела кишечника, считая ее довольно простой, мало дифференцированной. Такое невнимание к структуре толстого отдела кишечника связано с определенной недооценкой его важной роли в процессе пищеварения, особенно у травоядных животных, у которых, как уже указывалось, толстые кишки по длине (не говоря уже об объеме) почти равняются тонкому отделу кишечника (например, у грызунов). В ряде случаев толстый отдел кишечника обладает сложной дифференцировкой слизистой оболочки, указывающей на ее весьма активную пищеварительную функцию.

Рис. 3. Ободочная кишка (верхний отдел) летучей мыши (рыжей вечерницы), поперечный разрез стенки

У исследованных нами представителей насекомоядных в ободочной кишке обнаруживаются хорошо развитые нерасправляющиеся продольные складки, на которых имеются хорошо дифференцированные ворсинки. Складки в ободочной кишке землеройки сравнительно ниже, но здесь также заметны ворсинки. У летучих мышей

Рис. 4. Слепая кишка (начальный отдел) обыкновенной слепушонки, поперечный разрез стенки

эти складки лучше развиты, чем у землеройки и несут на себе довольно высокие ворсинки (высота 400μ). Наличие таких крупных складок увеличивает поверхность слизистой оболочки данного отдела кишечника при его весьма незначительной длине (рис. 3). Присутствие ворсинок, с одной стороны, говорит, о неполном функциональном разграничении тонкого и толстого отделов кишечника у этих животных, а с другой — оно позволяет предположить, что слизистая стенка ободочной кишки принимает участие в процессе всасывания пищи.

Рис. 5. Ободочная кишка (средний отдел) мохноногого тушканчика, поперечный разрез стенки

У грызунов, ввиду растительного типа их питания, не только увеличились длина и объем слепой и ободочной кишок, но у них произошло

значительное увеличение поверхности слизистой оболочки этих отделов путем образования крупных складок различной формы (рис. 4—6).

Наиболее сильного усложнения слизистая оболочка ободочной кишки достигает у слепушонки и полуденной песчанки. Особенно многочисленные высокие, извивающиеся продольные складки слизистой у них образуются в начальной части ободочной кишки (рис. 7—8). Такое строение кишечника можно поставить в связь с большой прожорливостью этих животных, но главным образом с их характером питания: пищу слепушонки составляют корни растений, а у полуденной песчанки, являющейся обитательницей исключительно пустынных и полупустынных местностей, пищу составляет более грубая растительность.

Рис. 6. Ободочная кишка (средний отдел) домовой мыши, поперечный разрез стенки

У представителей хищных по сравнению с грызунами толстая кишка менее развита, слепая кишка мала или редуцирована, толстая кишка короче. Толстый отдел кишечника у хищных, несмотря на укороченность, имеет значительную складчатость, увеличивающую поверхность слизистой кишечника. Из исследованных нами шести видов отряда хищных складчатость имеется в толстом кишечнике у четырех: кошки, собаки, корсака и ласки. У хорька и барсука складок нет. Складки особенно хорошо развиты у кошки, где они достигают 2800μ высоты; у остальных складки гораздо ниже и уже. У ласки имеется лишь одна складка, и она сравнительно со складками других животных слабо развита (достигает в высоту 800 μ).

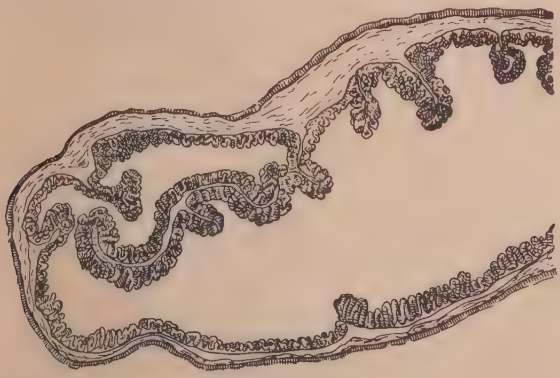


Рис. 7. Ободочная кишка (начальный отдел) обыкновенной слепушонки, поперечный разрез стенки

Слизистая оболочка ободочной кишки у копытных также образует нерасправляющиеся продольные складки. Эти складки у разных их представителей развиты в различной степени, но в общем слабее, чем у грызунов. Среди копытных относительно лучше развиты складки в ободочной кишке лошади и крупного рогатого скота. У свиньи и овцы складки менее развиты и располагаются редко.

Таким образом, из приведенного выше краткого обзора строения слизистой стенки ободочной кишки становится очевидным, что и в этом отделе кишечника, правда, у различных групп в различной степени, происходят процессы пищеварения. Следует заключить, что сравнительно активные процессы всасывания питательных веществ идут в ободочном отделе кишечника насекомоядных, показателем чего является развитие высоких складок с ворсинками на них.

Следовательно, существующее в физиологии мнение о том, что в толстой кишке животных происходит только всасывание воды и формирование каловых масс, не может быть в одинаковой степени приемлемо для всех групп животных. Соотношение длины и объема толстой и тонкой кишок и наличие весьма усложненной структуры (ворсинки, высокие, иногда извивающиеся складки слизистой оболочки), увеличивающей общую поверхность слизистой оболочки, в известной степени свидетельствуют о возможной активной роли толстого отдела кишечника в процессе всасывания питательных веществ.

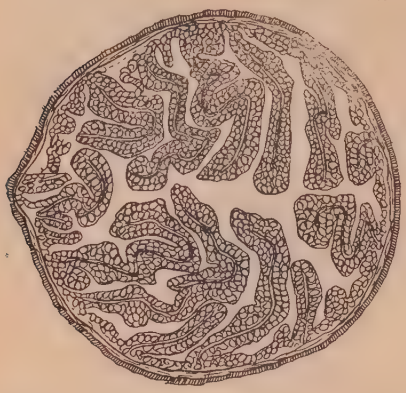


Рис. 8. Ободочная кишка (начальный отдел) полуденной песчанки, поперечный разрез стенки

В стенках кишечника, как известно, находятся бруннеровы железы, или железы двенадцатиперстной кишки. Бруннеровы железы обнаруживаются не у всех исследованных нами видов животных. Как правило, у исследованных нами видов млекопитающих кишечные крипты имеют трубчатое строение (у некоторых имеют форму разветвленных трубок).

У насекомоядных кишечные крипты развиты в неодинаковой степени: они хорошо развиты у ежа, значительно хуже — у землеройки.

В сравнении с насекомоядными (еж, летучие мыши) крипты тонкого отдела кишечника грызунов располагаются более рыхло. В толстом отделе кишечника крипты у грызунов развиты очень хорошо, так же как и у насекомоядных.

У хищных развитие кишечных крипт достигает исключительной мощности по всей длине кишечника; они в несколько раз превышают по абсолютной толщине слоя крипты у насекомоядных, грызунов и значительно длиннее, чем у копытных.

У копытных по сравнению с хищными кишечные крипты развиты в тонком отделе кишечника значительно слабее. Здесь крипты располагаются рыхло. Кроме того, если сравнить лошадь и овцу, то у первой крипты лежат гуще, чем у второй. Следовательно, кишечные крипты у копытных различаются и по густоте расположения.

Таким образом, кишечные крипты лучше развиты у хищных и отчасти у насекомоядных, имеющих сравнительно более короткий кишечник, чем у травоядных, имеющих длинный и объемистый кишечный канал. Следовательно, здесь мы можем отметить обратную корреляцию между развитием кишечных крипт и длиной кишечника: с увеличением длины кишечника не происходит соответственно усиления в развитии кишечных крипт на определенной единице площади.

Хотя обычно принято считать, что бруннеровы железы свойственны только начальному отделу тонкой кишки (двенадцатиперстной кишке), у различных животных расположение их варьирует. Так, бруннеровы железы у ежа находятся на протяжении 1—2 см, у кошки — тоже 1—2 см, у свиньи, овцы — 0,75 м, у крупного рогатого скота и лошади — несколь-

ких метров начального участка тонкой кишки, а у верблюда, по данным В. В. Авербурга, — 6 м. Следует отметить, что толщина слоя их в стенке кишки тоже различна: у дикобраза они имеют в толщину 20 μ, у морской свинки — 60 μ, у ежа — 180 μ, у свиньи — 100 μ, у овцы — 200 μ, у крупного рогатого скота — 220 μ и у лошади — 1000 μ.

Эпителиальные клетки ворсинок тонкой кишки и крипт толстой кишки имеют призматическую форму. Степень развития этих клеток и щеточной каемки в разных отделах кишечника и у разных представителей исследованных млекопитающих различна.

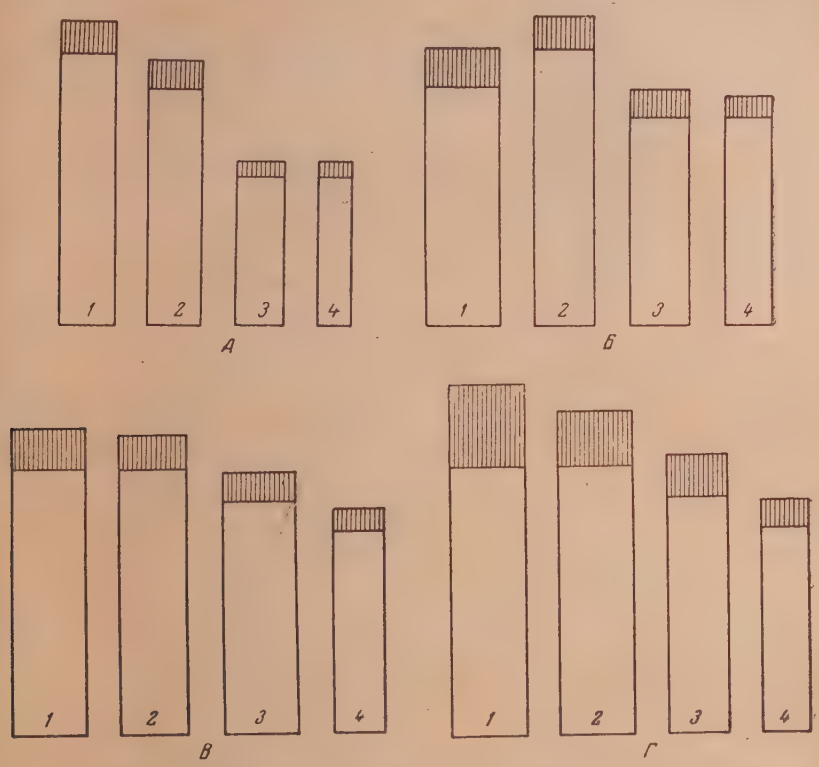


Рис. 9. Призматические клетки со щеточной каемкой покровного эпителия ворсинок (при одинаковом увеличении)

А — свинья, *Б* — овца, *В* — крупный рогатый скот, *Г* — лошадь; *1* — клетка с каемкой двенадцатиперстной кишки, *2* — то же тощей кишки, *3* — то же подвздошной кишки, *4* — то же ободочной кишки

У всех исследованных животных призматический эпителий высок в начальных участках кишечника, затем он по мере продвижения назад становится все более низким (рис. 9). Исключение составляет только землеройка, у которой, наоборот, с приближением к заднему отделу кишечника призматический эпителий делается более высоким.

У большей части хищных по сравнению с грызунами призматические клетки, хотя незначительно, но все же повышаются. У копытных высота кишечного эпителия составляет 30—40 μ и является наивысшей среди исследованных отрядов млекопитающих.

У всех исследованных представителей млекопитающих щеточная каемка хорошо развита в начальной части кишечника; по мере продвижения к заднему отделу она становится значительно более тонкой (рис. 9). Весьма значительное развитие щеточная каемка имеет у хищных, лету-

чей мыши и лошади. Щеточная каемка сравнительно хорошо развита в толщину у таких животных, у которых кишечник является относительно коротким и у которых процесс пищеварения более интенсивен (летучие мыши, хищные и из копытных— лошадь).

Мышечный слой слизистой оболочки кишечника у исследованных нами животных развит не в одинаковой степени. Надо полагать, что мышечный слой функционально связан с деятельностью кишечных ворсинок и складок слизистой оболочки. Поэтому степень развития мышечного слоя слизистой оболочки можно поставить в связь с интенсивностью моторной функции ворсинок и складок кишечника.

Лучше развит мышечный слой слизистой оболочки в кишечнике насекомоядных, копытных и особенно хищных. Среди грызунов мышечный слой слизистой оболочки имеется только лишь у дикобраза, слепушонки и тушканчика, у остальных — отсутствует. Исключительно сильное развитие мышечного слоя слизистой оболочки в тонком кишечнике хищных зависит не только от усиления двигательных функций в слизистой оболочке кишечника, но, быть может, и от усиления всасывания.

Мышечный слой слизистой оболочки также хорошо развит у копытных. Это обстоятельство, вероятно, также стоит в связи с активной двигательной деятельностью слизистой оболочки кишечника.

Наиболее важным вопросом является характеристика развития мышечной оболочки кишечника, которая, осуществляя эвакуаторную функцию кишечника, способствует ускорению пищеварительного процесса. Следует признать, что интенсивность пищеварительного процесса зависит не только от характера сокоотделения желез и быстроты всасывания, но в той же мере и от интенсивности эвакуаторного процесса кишечника, зависящего от степени развития кишечной мускулатуры. Как известно, перистальтика кишечника осуществляется совместным действием кольцевой и продольной мускулатуры, и различный характер развития их у отдельных представителей млекопитающих, вероятно, не является безразличным для правильной характеристики функции пищеварительных органов этих животных.

Степень развития мышечной оболочки кишечника у различных представителей млекопитающих неодинакова.

Характерным для ежа и рыжей вечерницы является сравнительно лучшее развитие в двенадцатиперстной кишке продольной мускулатуры, чем кольцевой (у землеройки оба слоя одинаковы). Далее, начиная с тощей кишки, по мере приближения к заднему отделу кишечника, толщина кольцевого слоя постепенно увеличивается; в частности, у названной летучей мыши в ободочной кишке кольцевой слой в три раза толще, чем продольный.

У представителей грызунов в двенадцатиперстной и тощей кишках кольцевой и продольный слои мышечной оболочки в основном (за некоторыми незначительными исключениями) имеют одинаковую толщину. Начиная с подвздошного отдела кишечника и далее происходит постепенное преобладание кольцевого слоя над продольным. Из рассмотренных отрядов животных у грызунов развитие кишечной мускулатуры может быть признано наиболее слабым (см. таблицу).

У хищных развитие мышечной оболочки кишечника различно в разных его отделах. Но, как общее правило, по всей длине кишечника толщина кольцевого слоя мышечной оболочки по мере продвижения к заднему отделу кишечника также увеличивается. В целом из исследованных нами животных у хищных мышечную оболочку кишечника следует считать наиболее мощной, что указывает на усиление эвакуаторной деятельности кишечника хищных. Таким образом, у хищных усилен не только процесс всасывания, но и процесс эвакуаторный (см. таблицу).

Мышечная оболочка кишечника у разных представителей копытных развита так же различно, как и у видов других изученных нами отрядов.

Толщина слизистой и мышечной оболочек кишечника млекопитающих

Виды животных	Оболочка двенадцатиперстной кишки			Оболочка тощей кишки			Оболочка подвздошной кишки			Оболочка ободочной кишки			Оболочка слепой кишки		
	слизистая	мышечная		слизистая	мышечная		слизистая	мышечная		слизистая	мышечная		слизистая	мышечная	
		кольцевой слой	продольный слой		кольцевой слой	продольный слой		кольцевой слой	продольный слой		кольцевой слой	продольный слой		кольцевой слой	продольный слой
	Толщина в μ														
Грызуны															
Тушканчик	80	20	40	70	20	20	60	25	15	260	120	20	240	60	40
Слепушонка	140	20	20	150	20	20	110	30	20	230	60	30	130	20	10
Домовая мышь	70	20	20	100	25	20	140	50	30	160	70	35	135	30	15
Песчанка	130	20	30	70	40	50	90	60	50	120	80	40	160	80	20
Морская свинка	220	40	30	180	45	35	110	70	60	140	280	120	200	30	10
Дикобраз	180	120	100	140	35	25	140	90	60	380	500	100	400	120	60
Хищные															
Кошка	500	340	100	580	540	220	810	700	340	980	800	300	—	—	—
Собака	560	450	400	1060	600	360	820	400	160	720	1000	900	—	—	—
Корсак	640	350	140	460	210	150	290	200	50	720	280	220	—	—	—
Хорек	560	80	50	420	110	50	330	120	50	620	200	60	—	—	—
Ласка	220	60	60	160	40	30	180	40	30	460	220	120	—	—	—
Барсук	340	140	60	440	100	60	450	110	60	1340	240	160	—	—	—
Парнокопытные и непарнокопытные															
Свинья	380	300	120	460	260	340	580	500	360	550	200	80	—	—	—
Овца	620	80	30	420	120	30	410	130	40	680	180	80	—	—	—
Крупный рогатый скот	730	1000	1000	300	320	260	600	180	200	1000	500	200	—	—	—
Лошадь	2200	1100	800	1080	900	760	1200	1000	700	1340	1460	700	—	—	—

У некоторых из них лучше развита мышечная оболочка в тонком отделе кишечника (свинья и крупный рогатый скот), у других (овца, лошадь) наблюдается усиление этой оболочки в толстом отделе (см. таблицу).

У копытных, как общее правило, кольцевой слой мышечной оболочки превосходит по своей толщине продольный; особенно хорошо это заметно в двенадцатиперстном и толстом отделах. Вообще, у копытных кишечная мускулатура развита очень сильно, причем толщина ее различна у разных представителей отрядов. Лучше всего развита кишечная мускулатура у лошади, слабее всего — у овец.

Выводы

1. Структура кишечника у отдельных отрядов млекопитающих и даже у разных представителей внутри отряда имеет свои особенности, обусловленные их различным типом питания, различной экологией.

2. Сравнительно-морфологическое изучение кишечника указывает на многообразные пути увеличения и изменения его поверхности: увеличение общей длины и объема кишечника, образование складок слизистой оболочки, удлинение и раздвоение ворсинок и т. д.

3. Длина кишечного канала изменяется сообразно типам питания животных, в известной мере независимо от их систематического положения. Среди млекопитающих сравнительно коротким кишечником обладают питающиеся насекомыми (насекомоядные, летучие мыши) и плотоядные; длина кишечника превосходит длину тела в 2,5—4,2 раза у первых и в 2,7—6,3 раза — у вторых. Сравнительно длинным кишечником обладают грызуны и копытные — животные, питающиеся растительной пищей: длина его больше длины тела в 5—11,5 раза у первых и в 12—29 раз — у вторых.

4. Характер питания оказывает существенное влияние не только на изменение общей длины кишечника, но и на развитие его отделов:

а) у насекомоядных отсутствует слепая кишка и толстый отдел кишечника развит сравнительно слабо, составляя 26—30% всей длины кишечного канала; у летучих мышей усиление процессов пищеварения в связи с усилением обмена веществ, вследствие летающего образа жизни, происходит не за счет удлинения кишечника, а за счет усложнения строения его слизистой оболочки;

б) при значительной общей длине кишечного канала сравнительно коротким толстым отделом и, соответственно, относительно длинным тонким отделом кишечника обладают представители хищных; у тех видов хищных, которые питаются только животной пищей, наряду с незначительным развитием общей длины кишечника, происходит наиболее слабое развитие толстого его отдела (хорек, ласка), у других же видов, которые употребляют еще и растительную пищу, наряду с увеличением общей длины кишечника (собака, барсук), происходит и относительное удлинение толстой кишки (барсук);

в) у грызунов при относительно значительном развитии общей длины кишечника довольно слабо развит тонкий отдел и, соответственно, лучше развит толстый отдел кишечника; при этом устанавливается определенная зависимость между длиной слепой кишки и общей длиной кишечника: у представителей грызунов, имеющих сравнительно длинный кишечник, слепая кишка относительно коротка, и, наоборот, у представителей, имеющих короткий кишечник, слепая кишка относительно длинна;

г) исследованные копытные по развитию кишечника разделяются на три группы: всеядные, жвачные и непарнокопытные; среди них самым длинным кишечником обладают жвачные (в 20—29 раз превосходит длину тела) и самым коротким кишечником — непарнокопытные (у лошади — в 12 раз превосходит длину тела); промежуточное положение меж-

ду первыми и вторыми занимают всеядные (у свиньи — в 15 раз превосходит длину тела).

5. Микроскопическое строение слизистой оболочки кишечника у отдельных отрядов характеризуется следующим:

а) бруннеровы железы обнаруживаются у девяти видов из исследованных нами млекопитающих и отсутствуют у 10; к первой группе относятся еж, морская свинка, дикобраз, кошка, собака, свинья, овца, крупный рогатый скот и лошадь, ко второй — землеройка, летучая мышь, тушканчик, слепушонка, домовая мышь, песчанка, корсак, хорек, ласка и барсук; развитие бруннеровых желез является признаком более высокой дифференциации начального отдела кишечника;

б) среди иследованных нами млекопитающих сравнительно лучше развиты ворсинки, и по высоте и по плотности их расположения, у насекомоядных и хищных; относительно слабее развиты ворсинки у грызунов и особенно у копытных; развитие ворсинок является показателем интенсивности всасывания пищи;

в) кишечные крипты, судя по толщине слоя и плотности их расположения, также лучше развиты у насекомоядных и хищных;

г) у грызунов и копытных крипты располагаются сравнительно рыхло и имеют относительно незначительную глубину, особенно у последних;

д) призматические клетки покровного эпителия ворсинок являются сравнительно высокими у хищных и копытных, особенно у последних;

е) щеточная каемка покровного эпителия ворсинок имеет сравнительно большую толщину у тех видов, у которых кишечник является относительно коротким и процесс пищеварения совершается более интенсивно (насекомоядные и хищные, из копытных — лошадь);

ж) мышечный слой слизистой оболочки кишечника сравнительно лучше развит у насекомоядных, хищных и копытных, чем у грызунов, что говорит о менее энергичной моторике собственно слизистой оболочки кишечника грызунов.

6. Мышечная оболочка кишечника у отдельных отрядов характеризуется следующим:

а) у питающихся насекомыми (еж, летучая мышь) в двенадцатиперстной кишке сравнительно лучше развит продольный слой, чем кольцевой (у землеройки оба слоя одинаковы); начиная с тощей кишки и далее, толщина кольцевой мускулатуры превышает толщину продольной.

б) у грызунов в двенадцатиперстной и тощей кишках оба слоя мышечной оболочки в основном имеют одинаковую толщину; начиная с подвздошной кишки и далее, кольцевой слой преобладает над продольным;

в) у хищных толщина кольцевого слоя, превышая толщину продольного слоя по всей длине кишечника, по мере продвижения к заднему его отделу постепенно увеличивается;

г) у копытных кольцевая мускулатура кишечника также превосходит по толщине продольную; среди копытных наиболее развита кишечная мускулатура у лошади.

Среди исследованных нами млекопитающих кишечная мускулатура грызунов является наиболее слабо развитой, а у хищных — наиболее сильно; следовательно, пищеварительная моторика у первых будет более экстенсивной, у вторых — более интенсивной.

Литература

Алеев А. М., 1951. Толстый кишечник овец. Тр. Днепропетровск. с.-х. ин-та, т. IV.

Величко М. А., 1939. О некоторых особенностях строения пищевода и желудка диких грызунов, Арх. анатомии, гистол. и эмбриол., т. XX, вып. 2.

Величко М. А. и Макеева Т. М., 1949. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов, Тр. ВИЗР, вып. 2.

Гориховский Н. Л., 1950. Анатомо-гистологическое строение пищеварительной трубки каракульской овцы (автореф. канд. дисс.), Узбекск. с.-х. ин-т, Самарканд.

Гребенщикова В. И., 1952. Сравнительно-морфологическое и гистохимическое исследование пищеварительного тракта кролика и свиньи (автореф. канд. дисс.), МГУ.
Касаткин С. Н., 1949. О закономерностях структуры пищеварительного тракта, Тр. V Всесоюз. съезда анатомов, гистол. и эмбриол. (Ленинград, 5.11 1949).
Квасницкий А. В., 1946. Особенности возрастного изменения пищеварительных органов у свиней, Вестн. животноводства, № 6.
Лихачев А. И., 1946. Материалы к изучению строения органов пищеварения оленей, Тр. Новосибирск. с.-х. ин-та, вып. 7.
Нестеров Г. Ф. и Якушев В. И., 1940. Действие холода на моторную работу желудка у собак, желудка и кишечника телят (автореф.), Вестн. с.-х. наук, Ветеринария, вып. 3.
Обухова А. Д., 1948. Взаимосвязи типа питания и структуры пищеварительного тракта у различных видов животных, Вестн. животноводства, т. 2.
Сахарова Т. В., 1949. К изучению пищеварительного тракта копытных и хищных млекопитающих, Тр. Моск. зоопарка, т. IV.
Часовников Н., 1926. Об особенностях строения бруннеровых желез у кролика, Изд-во «Красное знамя», Томск.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

НОВЫЙ ВИД СЕРОЙ ПОЛЕВКИ С САХАЛИНА (MICROTUS SACHALINENSIS, SP. N.)

Б. Н. ВАСИН

Сахалинский филиал АН СССР

Среди млекопитающих грызуны являются одной из наиболее изученных групп. Встреча новых видов на территории Советского Союза кажется мало вероятной. Поэтому при определении полевок, добытых нами осенью 1954 г. в средней части Сахалина, для нас оказалось неожидан-

Рис. 1. Череп сахалинской серой полевки, вид сверху

Рис. 2. Череп сахалинской серой полевки, вид снизу

ным, что эти полевки не могли быть отнесены ни к одному из описанных видов. При полевом определении было высказано предположение, что это большая восточная (Microtus fortis Büchn.) или унгурская (M. ungurensis Katch.) полевки. Однако внимательное изучение строения коренных зубов показало значительные отличия нашей полевки от этих двух наиболее близких видов.

Полевки в количестве 9 шт. были добыты на Сахалине в Поронайском районе, на левом берегу р. Оленьей у самого ее впадения в оз. Невское (Тарайка).

Диагноз вида. Череп (рис. 1, 2, 3, 4, 5) крупный, сходный по величине с черепами наиболее крупных серых полевок: полевки-экономки

(Microtus ratticeps Keys. et Bl.), большой восточной и унгурской. Кондило-базальная длина — 27,3—32,1 мм; ширина скул — 15,7—18,7 мм; длина носовых костей — 8,0—9,7 мм; длина межтеменной кости — 3,9—4,3 мм; длина лицевой части — 17,2—20,7 мм; диастема — 8,1—10,4 мм; длина верхнего ряда коренных зубов (альвеолярная) — 7,1—8,0 мм; высота черепа в области слуховых костей — 10,3—11,2 мм; затылочная ширина — 13,3—14,9 мм; межглазничная ширина — 3,9—4,3 мм.

Длина тела и головы — 109—156 мм; длина хвоста — 34—59 мм; отношение длины хвоста к длине туловища с головой варьирует от 0,31 до 0,40 (в среднем для девяти

Рис. 3. Череп сахалинской серой полевки, вид сбоку

Рис. 4. Нижняя челюсть сахалинской серой полевки, наружная сторона

особей — 0,35); длина задней ступни — 21—26 мм; высота уха — 13—16 мм. Вес —41—92 г (см. таблицу).

Продольный межглазничный гребень очень слабо выражен даже у старых особей. M^3 сильно осложненный. Он имеет по четыре входящих и выходящих угла на внешней стороне и столько же на внутренней. Петли

Рис. 5. Нижняя челюсть сахалинской серой полевки, внутренняя сторона

этого зуба образуют шесть замкнутых пространств у всех 9 экз., но у одного из них наблюдается тенденция к образованию седьмого путем разделения на два пространства, образованного углами c и d^1. У всех особей хорошо выражен пятый добавочный выступающий угол с внутренней стороны третьего верхнего коренного зуба. M_1 имеет семь замкнутых прост-

Вес (в г) и промеры (в мм) сахалинской серой полевки (Microtus sachalinensis sp. n.)

Показатели	Пол и № полевки								
	♀ 610	♀ 611	♂ 612	♂ 613	♂ 616	♀ 618	♂ 619	♀ 620	♂ 621
Вес	58	59	41	41	92	82	59	72	44
Длина туловища с головой	143	145	108	124	154	146	128	134	109
То же хвоста	44	47	39	39	59	53	49	54	34
Отношение длины хвоста к длине туловища с головой	0,31	0,32	0,36	0,31	0,38	0,40	0,39	0,40	0,31
Длина задней ступни	24	24	22	22	26	24	21	24	22
Высота уха	14	15	13	13	16	16	14	15	13
Кондило-базальная длина черепа	30,0	30,4	27,5	28,5	—	32,1	31,2	31,6	29,4
Скуловая ширина	17,9	17,7	15,6	16,8	18,9	18,4	17,2	17,9	15,7
Длина носовых костей	9,0	8,8	—	7,9	9,7	9,0	8,8	9,2	8,0
Высота черепа в области слуховых костей	10,6	10,8	10,3	10,8	—	11,0	—	11,2	10,4
Длина межтеменной кости	3,9	4,1	4,2	4,1	—	4,2	4,0	4,0	4,5
То же лицевой части	19,1	19,1	17,2	17,5	20,7	20,2	18,8	19,8	17,7
Межглазничная ширина	4,3	4,2	4,1	4,0	4,2	4,2	4,1	3,9	3,9
Затылочная	14,8	14,5	13,9	13,4	—	14,6	13,9	14,9	13,3
Диастема	8,9	9,8	8,1	8,5	10,4	10,3	9,8	10,1	10,4
Длина верхнего ряда зубов (альвеолярная)	7,6	7,8	7,3	7,3	8,0	8,0	7,4	7,7	7,1

ранств. Первый внешний выступающий угол этого зуба хорошо выражен и не сглажен (рис. 6). Резцовые отверстия длинные и имеют расширение в передней трети.

Окраска летнего спинного меха бурая, с заметной примесью ржавого цвета, однотонная по всему туловищу. На голове по дорсальной стороне заметно потемнение от выступающих чернобурых концов кроющих волос. Бока такого же цвета, как и спинка, только при переходе к брюшной области имеется слабо выраженная полоска серовато-палевого цвета. Кроющие волосы на брюшке — от чисто-белых до светлопалевых; сквозь них проступает серая подпушь. Окраска ног светлошоколадная с белесыми волосками. Хвост явно двуцветный — шоколадно-бурый сверху и белесый снизу. Волосы на хвосте густые и через них хвостовые кольца не просвечивают. Длина кроющих волос по середине спинки — 13 мм.

Рис. 6. Коренные зубы сахалинской серой полевки

Окраска полностью перелинявших в октябре полевок более темная и блестящая с хорошо выраженной рябью. Цвет подпуши у них очень темный, серый. Длина волос по спинке — 17 мм.

На задних ногах на подошве пять мозолей.

Новый вид серой полевки отличается от большой или восточной полевки (M. fortis) значительным усложнением третьего верхнего коренного зуба (M^3), у которого имеются не три выступающих угла с внешней стороны, как у M. fortis, а четыре, и не два входящих, а тоже четыре. На этом зубе у M. fortis четыре-пять замкнутых пространств, а у сахалинской полевки — шесть. Кроме того, у последней межглазничный гребень даже у старых особей выражен крайне слабо. От

унгурской полевки (M. ungurensis) сахалинская отличается бо́льшими размерами, менее массивной ростральной частью, усложнением M^3, который всегда имеет хорошо выраженный пятый выступающий угол с внутренней стороны и всегда шесть замкнутых пространств, а иногда намечается и седьмое. Заметна также бо́льшая вытянутость передней лопасти M^1; кроме того, у сахалинской полевки на ступнях задней конечности — пять мозолей, а не шесть, как у большей части особей M. ungurensis.

Рис. 7. Стация сахалинской серой полевки. Сахалин, близ устья р. Оленьей

Распространение сахалинской полевки. Эта полевка была встречена на Сахалине только среди торфянистых болот, ограниченных на западе р. Поронаем, на востоке — р. Оленьей и на юге — берегом оз. Невское. Как далеко распространяется она в этом междуречье на север, не установлено, но севернее 50-й параллели она при более ранних обследованиях не была обнаружена. Возможно ее нахождение восточнее р. Оленьей, так как там обследований никем не проводилось. Но даже и в случае обитания ее восточнее этой реки до подножья Восточно-Сахалинского хребта район ее распространения все же остается очень ограниченным: 25 км в долготном направлении, 50—100 км — в широтном. Других видов рода Microtus на Сахалине не отмечено.

Образ жизни сахалинской полевки. Селится крупными колониями на тундроподобных болотистых местах, слабо покрытых древесной растительностью или совсем необлесенных. Колонии часто располагаются у берегов речек или протоков, которые полевки легко переплывают. Если колония расположена на более сухом месте, то вся земля на территории, занятой колонией, настолько изрыта норами и ходами между ними, что везде проваливается нога. При копании нор и ходов полевки с большой силой выбрасывают землю более чем на 50 см от входа. При расположении колонии на более сырых местах норы устраиваются в кочках, а ходы между ними располагаются на поверхности в виде глубоких, сильно протоптанных дорожек, обычно покрытых водой на 1—2 см (рис. 7 и 8). Питание полевок состоит, судя по содержимому желудков и по погрызам вокруг нор и дорожек, из растительной пищи — стеблей и

листьев различных трав. На берегу одного озерка нами были найдены погрызанные плоды кубышки малой (Nuphar pumilum), и так как кругом не было других возможных потребителей этого корма, то остается допустить, что эта полевка питается семенами кубышки малой, доставая ее плоды с поверхности озерков, что ей легко делать благодаря умению отлично плавать. Надо также отметить, что сахалинская серая полевка попадалась в ловушки с приманкой из мяса.

Рис. 8. Вход в нору и тропка к норе сахалинской серой полевки

О размножении серой сахалинской полевки мы пока можем сказать немногое. У всех добытых нами самцов в конце сентября и начале октября семенники были небольшого размера — от 4 до 6 мм, что свидетельствует о затухании сперматогенеза к этому времени. У всех четырех добытых нами тогда же взрослых самок не было эмбрионов и молочные железы не функционировали. У двух самок на рогах матки были хорошо заметны места прикрепления эмбрионов предыдущей беременности. В одном случае таких мест было пять, в другом — девять.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ДАННЫЕ ПО ПИТАНИЮ И КОЛЕБАНИЯМ ЧИСЛЕННОСТИ ЖЕЛТОГОРЛОЙ МЫШИ В ЖИГУЛЯХ

Е. М. СНИГИРЕВСКАЯ

Главное управление по заповедникам и охотничьему хозяйству
Министерства сельского хозяйства СССР

Исследования П. А. Свириденко (1936, 1940, 1944, 1951, 1951а) и Н. П. Наумова (1948) показали, что в центральных районах Европейской части Союза ниболее важным кормом желтогорлой мыши служат желуди и орехи и изменения численности этого вида зависят главным образом от урожая дуба и лещины. С этой точки зрения, мы считаем небезинтересным привести в настоящей работе наблюдения над питанием желтогорлой мыши в районе Жигулевской возвышенности, показывающие, что кормовой режим этого вида неодинаков даже в пределах одного и того же географического ландшафта и находится в теснейшей зависимости от особенностей природных условий отдельных районов. К числу таких особенностей района наших исследований относится, во-первых, небольшое количество дуба в лесонасаждениях, во-вторых, исключительно низкая семенная производительность как дуба, так и лещины. Причиной слабого плодоношения дуба служит произрастание этой сравнительно требовательной к почве породы на маломощных каменистых почвах южных склонов; исключительная редкость плодоношения лещины обусловлена систематическим уничтожением ее урожаев ореховым долгоносиком (Balaninus nucum L.) (Положенцев, 1937).

Таким образом, в противоположность широколиственным лесам центральных районов Восточной Европы, в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности желуди и орехи не являются первостепенным кормом желтогорлой мыши, и колебания численности этого вида регулируются урожаями других пород.

Материалы для настоящей статьи собраны нами в Куйбышевском государственном заповеднике с 15 мая по 15 октября 1949 и 1950 гг. Методика изучения питания заключалась в исследовании запасов и остатков пищи в норах и дуплах, в определении состава кормов (семенных и зеленых) по цвету содержимого желудков и в наблюдениях над питанием зверьков в садках и вольерах.

Еще Б. Альтум (1884) указывал, что главную пищу мышей составляют семена древесных пород. В настоящее время этот взгляд разделяют все зоологи (Свириденко, 1940, 1944, 1951, 1951а; Наумов 1948; Löhrl, 1938; Жарков, 1938), его же придерживаемся и мы, считая, что первостепенным кормом желтогорлой мыши — и не только в зимний, но и в летний, богатый и разнообразный кормами период — служат семена широколиственных пород (табл. 1).

Табл. 1 показывает, что в летний период 1950 г. исключительно семенные корма и семенные корма с очень незначительным добавлением к ним зелени встречались в желудках большей части зверьков.

Мыши отдавали предпочтение семенному корму и при содержании их в неволе. К поеданию зеленого корма они обычно приступали только тогда, когда семенные корма были ими уже полностью уничтожены. В случае, если семена давались им в избытке, недоеденную часть их мыши уносили в норы и в дуплянки. Семена, зарытые в вольерах в землю на глубину 5 см, желтогорлые мыши находили в течение первых же суток и часть их съедали на месте, а оставшуюся часть также уносили.

К семенам различных древесных пород желтогорлые мыши проявляют далеко не одинаковое отношение. Первое место, по наблюдениям в неволе, безусловно, принадлежит семенам липы, вяза и сосны. Эти семена неизменно уничтожались мышами в первую очередь. В опытах П. А. Положенцева (1939) семена сосны и липы по поедаемости их желтогорлой мышью занимали также первое место.

Желуди желтогорлая мышь поедала охотно, но не так, как семена сосны, вяза и липы. В порядке поедания этих семенных кормов желуди, как это отмечал и П. А. Положенцев (1939), чаще всего занимали последнее место.

К семенам клена желтогорлая мышь проявляла явно отрицательное отношение. И если все 200 помещаемых в садок семян липы, сосны или вяза съедались ею в очень короткое время при наличии в садке зеленого или другого семенного корма, то из 200 семян клена за сутки было съедено не более 2—3 шт. Только в одном опыте из восьми желтогорлая мышь съела их за сутки 37 шт. Примерно такую же слабую поедаемость желтогорлой мышью семян клена в условиях неволи (14,3%) наблюдал и П. А. Положенцев. В дубравах «Тульских Засек» (Свириденко, 1940) желтогорлые мыши весьма неохотно переключались в осеннее время на питание семенами клена и особенно пренебрегали ими, когда они еще не созрели. В желудках желтогорлых мышей остатки семян клена появились в значительном количестве (до

Таблица 1

Содержимое желудков желтогорлой мыши в летний период 1950 г.

Содержимое желудков	Конец мая — начало июня		Конец июня — начало июля		Середина июля		Конец июля — начало августа		Середина августа		Конец августа — начало сентября		Конец сентября		Всего	
	Число желудков, в которых обнаружен корм															
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Семенной корм и семенной корм с незначительной примесью зелени	41	91,1	22	81,5	13	100,0	13	100,0	15	100,0	10	100,0	12	100,0	126	93,3
Исключительно зеленый корм	4	8,9	5	18,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	9	6,7

20,8—26,9% встреч) лишь в октябре, одновременно с резким падением встречаемости орехов.

Крайне слабая поедаемость кленовых семян желтогорлой мышью в неволе, а также относительная редкость их находок в норах показали, что в растаскивании выкладываемых нами в лесу семян этой породы участвовали преимущественно рыжие полевки.

Поедаемость орехов лещины в лабораторных условиях нами не проверялась, так как в годы наших наблюдений орехи встречались исключительно редко.

Вслед за П. А. Свириденко (1944) следует отметить, что желтогорлые мыши начинают кормиться семенами нового урожая задолго до их созревания. Орехи мы встречали в норах уже с 18 июля, семена липы и клена — с последней декады июля.

Судя по данным раскопки 86 нор, зимние запасы желтогорлой мыши представлены исключительно плодами липы. Несмотря на довольно хорошие урожаи в 1948—1949 и 1950 гг. семян клена, а в 1948 г.— плодов дуба, следов их запасания в норах желтогорлой мыши мы не находили. Напротив, запасы семян липы, заготовленные мышами осенью 1949 г., когда липа обильно плодоносила, были очень велики. Этих запасов хватило мышам не только на зимний период, но весьма значительная часть их осталась к лету неизрасходованной. Огромные запасы липовых орешков (исчисляемые сотнями тысяч) мы находили в норах желтогорлой мыши на всем протяжении весенне-летнего периода 1950 г. Попутно следует отметить, что в течение всего этого времени, несмотря на длительное (от 8 до 12 месяцев) хранение в камерах нор, располагающихся на глубине от 20 см до 1 м и более, семена не теряли способности к прорастанию, и с 16 июня по 20 сентября мы находили их, как правило, проросшими.

Несмотря на то, что в 1950 г. урожая ни одной из лесообразующих пород в Жигулях не было, оставшимися от зимы запасами орешков липы мыши совершенно не пользовались. В то же время проросшими желудями, как это уже было отмечено П. А. Свириденко (1951), мыши питались в вольере охотно.

Помимо семян древесных и кустарниковых пород, пищей желтогорлой мыши служит зелень. Необходимо, однако, отметить, что в норах этого грызуна зеленые части растений попадались крайне редко, а число желудков с исключительно зеленым кормом составляло в сборах 1950 г. всего лишь 6,7%, причем это, и без того незначительное, потребление зелени ограничивалось почти исключительно раннелетними месяцами — маем и июнем. Из 63 желудков, собранных в дальнейшем с июля по октябрь, значительную примесь зелени к семенной массе мы обнаружили всего лишь в двух.

Табл. 1 показывает, что в условиях Жигулевской возвышенности поедаемость зеленого корма желтогорлой мышью несравненно ниже, чем в дубравах «Тульских Засек», где в июне 1938 г. она была равна 42%, в июле — 5,8%, в августе — 18,1%. В мае 1939 г. встречаемость желудков с исключительно зеленым кормом составляла 63,6%, в июне — 60% (Свириденко, 1940).

Эту особенность питания нашей желтогорлой мыши мы рассматриваем как приспособление к исключительной бедности и однообразию травянистой растительности лесов Жигулей. В среднем проективное покрытие почвы не превышает 26%. Под кустами лещины травы вовсе не произрастают, и проективное покрытие здесь равно нулю.

Среди остатков зеленых кормов, встреченных в жилищах желтогорлой мыши, первое место занимали листья древесных и кустарниковых пород, второе — травянистые растения. Главное кормовое значение, судя по поедаемости в неволе и по встречаемости в норах, имеют листья липы, клена, бересклета и жимолости. Реже попадались в норах, так же

как и поедались менее интенсивно в экспериментальной обстановке листья дуба, березы, осины, рябины, черемухи и малины, что может, впрочем, объясняться меньшим количеством в наших лесах этих растений по сравнению с перечисленными ранее. Находки в норах листьев лещины были исключительно редкими; в неволе эти листья поедались мышами также неохотно.

Листья липы и клена, поедаемые, как и остальные, на протяжении всего периода вегетации, не утрачивают своего кормового значения и осенью, после листопада. Сильно погрызанные желтые листья этих пород попадались в норах и в других убежищах мышей, начиная с середины сентября 1949 и 1950 гг. Свидетельством того, что эти листья поедались после опадения, послужило непосредственное наблюдение над желтогорлой мышью, сделанное 19 сентября 1950 г. Появившаяся из норы желтогорлая мышь съела сначала пробегавшего мимо нее муравья, а затем половину желтого валявшегося у норы листочка липы.

Из травянистых растений наиболее часто мы встречали в норах волосистую осоку (Carex pilosa Scop.), сочевичник весенний (Orobus vernus L.), сныть (Aegopodium podagraria L.), копытень (Asarum europaeum L.), лесную фиалку (Viola silvestris L.) и ландыш (Convallaria majalis L.). Листья волосистой осоки, лесной фиалки и сныти встречались в норах на протяжении всего периода наблюдений — с мая по октябрь, листья сочевичника, копытня и ландыша — только в весенне-летнее время. Начиная с середины июля ни одного из этих растений в норах желтогорлой мыши мы не находили.

Интересно отметить, что в мае и в июне желтогорлые мыши собирали листья ландыша в сравнительно большие кучи. Первая из найденных нами куч состояла из 34 листьев, вторая — из 17, третья — из 21. Особо нужно указать на большую роль в питании желтогорлой мыши бересклета. В неволе поедаемость его ветвей, плодов, коры и листьев была самой высокой. Чрезвычайно интенсивно повреждает его желтогорлая мышь и в природе. Кусты со скусанными веточками, соцветиями и погрызами на коре в наибольшом количестве встречаются в окружности жилищ мышей — у нор и заселенных грызунами дуплистых деревьев. В Куйбышевском заповеднике редкие кусты бересклета не повреждены мышами. По встречаемости в норах погрызанных листьев и веточек бересклет стоит у нас на первом месте.

Значительный вред наносится, кроме того, желтогорлой мышью жимолости, сравнительно крупные ветви которой мы довольно часто находили в норах. Поедание желтогорлыми мышами ветвей бересклета и жимолости показывает, таким образом, что помимо зелени и семян древесных пород, в летний ассортимент кормов этого вида в какой-то степени входит и веточный корм. К нему же, вероятно, можно отнести всходы древесных и кустарниковых пород — липы, клена, дуба, вяза и бересклета, у которых содержащиеся в вольерах мыши обгрызали верхушку. Охотно грызли они в садках и ветви этих растений, исключая ветви липы, которыми они, как правило, пренебрегали.

Отсутствие повреждений мышами поросли липы, при массовом уничтожении ими в 1930—1931 гг. в Курской области саженцев осины, дуба, сосны, бересклета, яблони, груши и рябины, отмечал П. С. Выставкин (1939). Однако данные наших наблюдений, касающиеся повреждений мышами всходов сосны, не совпадают с данными указанного автора. Ни в естественных условиях (на площадках по учету повреждения самосева древесных пород), ни в неволе сосновые всходы мышами и полевками никогда не повреждались.

Помимо древесных семян и зеленых частей древесных, кустарниковых и травянистых растений, в жилищах желтогорлой мыши были найдены остатки насекомых — навозника (Geotrupes), божьей коровки (Coccinella 7-punctata L.), шершня (Vespa apterus crabro L.), муравья и

других, оставшихся не определенными; остатки грибов, кора сосны (единичный случай), мох, кусочки коры старого клена (единичный случай). В 1941 году, отличавшемся исключительно высоким уровнем численности лесных грызунов, в дуплах, заселенных желтогорлыми мышами, мы неоднократно находили остатки и клочки шерсти рыжих полевок.

В табл. 2 приведен список кормовых растений желтогорлой мыши, составленный на основании исследования остатков и запасов пищи в норах этого вида и наблюдений в экспериментальной обстановке.

Таблица 2

Кормовые растения желтогорлой мыши

№ п/п	Название растений	Семена	Листья	Всходы	Ветви
1	Липа (Tilia parvifolia Ehrh.)	+	+	+	—
2	Дуб (Quercus robur L.)	+	+	+	+
3	Клен (Acer platanoides L.)	+	+	+	+
4	Вяз (Ulmus pedunculata Toug.)	+	+	+	+
5	Береза (Betula verrucosa Ehrh.)	?	+	?	?
6	Осина (Populus tremula L.)	?	+	?	?
7	Лещина (Corylus avellana L.)	+	+	+	+
8	Рябина (Sorbus aucuparia L.)	+	+	?	+
9	Бересклет (Evonymus verrucosus Scop.)	+	+	+	+
10	Жимолость (Lonicera xylosteum L.)	?	+	+	+
11	Калина (Viburnum opulus L.)	+	?	?	?
12	Черемуха (Prunus padus L.)	?	+	?	?
13	Малина (Pubus idaeus L.)	?	+	?	?
14	Кизильник (Cotoneaster melanocapra Ledb.)*	?	+	?	+
15	Ландыш (Convallaria majalis L.)	?	+	?	?
16	Копытень (Asarum europaeum L.)	?	+	?	?
17	Сочевичник (Orobus vernus L.)	?	+	+	?
18	Лесная фиалка (Viola silvestris L.)	?	+	?	?
19	Волосистая осока (Carex pilosa Scop.)	?	+	?	?
20	Сныть (Aegopodium podagraria L.)	?	+	+	?
21	Ясменник душистый (Asperula odorata L.)	?	+	?	?
22	Клубника (Fragaria collina Ehrh.)	+	+	?	?
23	Лесная звездчатка (Stellaria holostea L.)	?	+	?	?
24	Василек русский (Centaurea ruthenica Lam.)*	?	+	?	?

Условные обозначения: + поедается, — не поедается, ? наблюдений нет.

* Поедание кизильника и василька русского, произрастающих в Жигулях на участках каменистой степи, вне пределов обитания желтогорлой мыши, было отмечено только в условиях неволи.

Изменения численности желтогорлой мыши на Жигулевской возвышенности, так же как и в других частях ее ареала, связаны с плодоношением древесных пород. Однако в отличие от центральных районов Европейской части Союза, где эти изменения вызывает урожайность дуба и лещины, на Жигулевской возвышенности численность желтогорлой мыши зависит от размеров урожая липы. В Жигулях эта порода широко распространена, часто и обильно плодоносит, что обеспечивает для лесных грызунов семенной корм до появления новых урожаев. Как уже указывалось выше, семена липы являются единственным кормом, заготовляемым мышами на зимний период.

Осенью 1948 г. этих запасов сделано не было, так как урожаи дали только две породы — дуб и клен. Отсутствие корма в зимний период 1948/49 г. послужило, по нашему мнению, главной причиной того, что в 1949 г. численность желтогорлой мыши на протяжении большей части

лета находилась в депрессивном состоянии. Достаточно указать, что сборы этого грызуна с шести учетных площадок, сделанные в мае, июне и июле, равнялись всего только 3 экз.

В августе кормовые условия в лесу изменились. Появились семена нового урожая, представленные в большей части семенами липы, в меньшей — клена и ничтожным, как обычно, количеством желудей и орехов. В связи с этим численность желтогорлой мыши резко возросла. В августе с тех же шести учетных площадок мы добыли 45 мышей.

Причиной резкого подъема численности желтогорлой мыши мы считаем расселение этих зверьков из стаций переживания, вызванное повсеместным и обильным урожаем липы. Одна из стаций переживания желтогорлой мыши была обнаружена нами в июне 1950 г. в 78-м квартале заповедника, на плато, прилегающем к Жигулевским горам с юга. Крупный липово-кленовый лес, находящийся на этом участке по соседству с пасекой Бахиловского колхоза, оказался заселенным желтогорлыми мышами со значительно большей плотностью, чем это наблюдалось в Жигулях. Здесь с 17 по 20 июня с помощью 30 ловушек мы добыли 46 мышей. Наряду с этим, в Жигулях за 10 дней учета (проводившегося посредством 90 цилиндров Циммера и 90 ловушек) в июне была добыта только одна желтогорлая мышь.

Высокая заселенность желтогорлыми мышами леса в 78-м квартале обусловливалась, по нашему мнению, его богатством семенами липы. По сообщению заведующего пасекой, 78-й и 98-й кварталы отличаются от прочей территории тем, что липа в них цветет и плодоносит почти ежегодно. Это было подтверждено и наблюдателем 4-го обхода П. И. Овчинниковым, по словам которого, в 1948 г. при отсутствии плодоношения липы на остальной территории в лесах 78-го и 98-го кварталов эта порода успешно цвела и плодоносила, и эти два квартала были единственным в заповеднике местом, где ее плоды заготовлялись. Интересно, что, по указанию П. А. Свириденко (1951), в заповеднике «Тульские Засеки», где плотность населения желтогорлой мыши в 1938 г. составляла всего лишь 3,8, имелась стация старого липового леса, в которой попадание этого вида в ловушки составляло 17%.

В зимний период 1949/50 г. недостатка в корме у грызунов не было. Об этом свидетельствовали как большой объем весенней пробы в 1950 г., оказавшийся выше предыдущего года на 96,5%, так и резкое преобладание в этой пробе самок над самцами и, наконец, огромные оставшиеся от зимы запасы липовых орешков в норах.

Урожай 1949 г. обеспечил подъем численности желтогорлой мыши и рыжей полевки в следующем году; за счет семян этого года большая по размеру популяция 1950 г. дожила до новых урожаев. По данным ориентировочного учета, проведенного на 10 1-метровых площадках, даже в середине июля в липово-кленовых насаждениях на 1м² оставалось еще в среднем по 48,5 семян липы и по 7,8 семян клена. Повторный учет в конце июля показал, что все имеющиеся в лесах запасы семян прошлогоднего урожая были исчерпаны; нового же урожая ни одна из лесообразующих пород не дала из-за заморозков, бывших в горно-лесном районе Самарской Луки 7 и 10 мая.

Результаты наступившей голодовки не замедлили сказаться. С июля по август численность мышей и полевок снизилась на 25%. Более чутко реагировала на исчезновение семенного корма желтогорлая мышь, сокращение численности которой началось еще в начале лета. За период от весны до осени численность этого зверька уменьшилась на 75%. Еще резче сократилась к этому времени численность желтогорлой мыши в 1941 г.: с июля по август она уменьшилась на 95%. Мы часто встречали в лесах много трупов желтогорлых мышей и рыжих полевок.

Аналогичную картину резкого уменьшения численности желтогорлой мыши в осенний период наблюдал П. А. Свириденко (1951а) на при-

мере челепсинской популяции в Туапсинском районе Краснодарского края. Здесь за сравнительно короткий период численность зверьков уменьшилась в 76 раз.

Падение численности желтогорлых мышей в смешанных широколиственных лесах челепсинской популяции П. А. Свириденко относит не за счет переселения их в другие местообитания, а за счет их гибели и прекращения размножения. Этого же взгляда на падение численности желтогорлой мыши держимся и мы. Имея в виду ограниченные размеры стаций переживания, вмещающих лишь небольшую часть большого по объему поголовья, мы объясняем сокращение численности желтогорлой мыши вымиранием. Последнее, по нашему мнению, обусловливается уничтожением грызунами к середине лета тех остатков семян, которые остаются в лесах от прошлогоднего урожая [1].

Касаясь прогноза численности грызунов в 1951 г., мы указывали, что в результате отсутствия в лесах запасов семенного корма численность как желтогорлой мыши, так и рыжей полевки неминуемо должна будет оказаться в следующем году в состоянии глубокой депрессии. При этом мы считали, что из состояния депрессии популяция может быть выведена лишь по прошествии года в случае, если этот год для липы будет семенным. Наше предсказание в части, касающейся депрессивного состояния популяции 1951 г., подтвердилось. По сообщению заведующего научной частью Куйбышевского заповедника И. В. Жаркова, численность грызунов в лесах Жигулей летом 1951 г. действительно была чрезвычайно мала. В этом году деятельность грызунов в лесах ни в чем не проявлялась [2]. Не было ни крупных земляных выбросов из нор желтогорлых мышей, хорошо заметных в редком травостое наших лесов, ни разбросанных повсюду листьев клена, липы, дуба и других деревьев, что так характерно в годы массового размножения; совершенно не встречались экскременты и прогрызанные травянистые растения, в противоположность 1950 г., не встречались и обкусанные грызунами древесные всходы. Интересно указать, что точно такую же картину мы застали в Жигулях и в 1954 г., перед которым на протяжении 2 лет (1952 и 1953 гг.) урожая липы в Жигулях не было.

Таблица 3

Глубина промерзания почвы в декабре по данным различных метеорологических станций

Годы	Безенчук	Куйбышев
	Глубина промерзания почвы в см	
1941	70	68
1942	—	—
1943	67	74
1944	74	80
1945	56	55
1946	121	107

Изложенное показывает, что на Жигулевской возвышенности основным фактором подъема численности желтогорлой мыши является обильное плодоношение липы в предшествующем году. В то же время следует оговориться, что в отдельные годы этот принцип прогноза может нарушаться вмешательством других факторов, в частности климатических. И если урожаи липы в 1940 и в 1949 гг. имели своим результатом вспышку размножения (в 1941 и в 1950 гг.), то, несмотря на бывший в 1946 г. обильный урожай семян этой породы, в следующем году численность грызу-

[1] Представление об эпизоотиях, неизбежно якобы возникающих при высокой плотности населения, опровергается, по нашему мнению, наличием в природе стаций переживания. Согласно этим представлениям, стации переживания должны бы были служить не местами сохранения животных, а, наоборот, главными очагами инфекций, поскольку благоприятные кормовые условия и интенсивное размножение обусловливают их большую заселенность.

[2] Об этом мы судим на основании собственных наблюдений, сделанных в мае и в июне 1951 г. во время работы в Жигулях в составе палеонтологической экспедиции Зоологического института АН СССР.

нов не только не увеличилась, а, наоборот, сократилась. В данном случае решающее значение в определении численности популяции играли климатические условия: в первой половине зимы — сильные морозы при отсутствии снегового покрова, во второй — чередование оттепелей и морозов.

Табл. 3 показывает, что в декабре 1946 г. промерзание почвы было исключительно глубоким. Нулевая температура достигала тогда той глубины, на которой желтогорлые мыши зимуют — 1 м и более (Снигиревская, 1952); это обстоятельство и явилось, повидимому, главной причиной того, что в 1947 г. по сравнению с 1946 г. численность мышей резко сократилась.

Так же неблагоприятно должна была отразиться на желтогорлых мышах неустойчивость температуры в конце января, феврале и марте, сказавшаяся в резкой смене оттепелей и морозов. Результатом этого температурного режима было, с одной стороны, таяние снега, сопровождавшееся просачиванием воды в норы, с другой,— закупорка их ледяной коркой. Насколько неблагоприятно действуют эти условия на грызунов, показал И. Д. Стрельников (1933).

Выводы

1. В условиях Жигулевской возвышенности, так же как и в остальных частях ареала, основу кормовой базы желтогорлой мыши составляют семена древесных и кустарниковых пород, употребляемые ею в пищу в течение круглого года.

2. Основная роль в питании принадлежит семенам липы. В годы минимума численности желтогорлая мышь сохраняется в тех участках, в которых липа часто и обильно плодоносит. В годы повсеместного плодоношения липы такие участки служат источником заселения этим вредителем всего лесного массива.

3. В период вегетации растений веточным кормом желтогорлой мыши служат кора и ветви взрослых экземпляров бересклета и ветви жимолости, а также всходы древесных и кустарниковых пород, среди которых преобладающее место по поедаемости занимают всходы бересклета, клена, липы, вяза и дуба. В связи с уничтожением, кроме того, семян древесных пород деятельность желтогорлой мыши в лесах Жигулей должна быть признана весьма вредной.

4. Численность желтогорлой мыши изменяется в весьма значительных пределах не только в разные годы, но и в разные сезоны года.

5. Обильное плодоношение липы вызывает массовое размножение желтогорлой мыши. Но так как липа дает хорошие урожаи на протяжении 2 лет кряду в редких случаях и в годы массового размножения летне-осенний период чаще всего бывает бескормным, численность желтогорлой мыши после подъема переходит обычно в состояние депрессии. Последнюю обусловливает, с одной стороны, вымирание мышей, с другой,— падение интенсивности их размножения.

6. Важным условием борьбы с желтогорлой мышью является предупреждение вспышек ее размножения путем истребления зверьков в периоды снижения их численности, когда они локализируются в стациях переживания. На Жигулевской возвышенности стации переживания желтогорлой мыши легко могут быть обнаружены по цветению и плодоношению липы в годы, когда на остальной территории ни цветения, ни плодоношения липы нет.

7. Прогнозы численности желтогорлой мыши должны составляться с учетом местных особенностей климата (весенних заморозков и пр.), положительное или отрицательное действие которых на желтогорлую мышь может быть узко локальным. То же следует учитывать и в отно-

шении характера кормовой базы, определяемой составом лесонасаждений, далеко не одинаковым в различных пунктах области распространения желтогорлой мыши.

Литература

Альтум Б., 1884. Мыши и значение их в лесном хозяйстве, Лесн. журн., вып. 7, СПб.

Выставкин П. С., 1939. Повреждение сосновых культур мышами, Лесн. хоз-во, № 4.

Жарков И. В., 1938. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника, Тр. Кавказск. заповедника, вып. 1, М.

Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Положенцев П. А., 1937. Насекомые, вредные в лесном хозяйстве, сб. «Животный мир Среднего Поволжья», Куйбышев.— 1939. О лесохозяйственном значении мышевидных грызунов, Тр. Башкирск. с.-х. ин-та, т. II.

Попов В. А. и Миронов Н. Ф., 1949. Материалы по экологии желтогорлой мыши, Изв. Каз. филиала АН СССР, серия биол. и с.-х. наук, № 1.

Свириденко П. А., 1936. Лесные мыши Северного Кавказа и Предкавказья, Сб. Ин-та зоол. МГУ, № 3.— 1940. Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса, Зоол. журн., т. XIX, вып. 4.— 1944. Грызуны-расхитители лесных семян, там же, т. XXIII, вып. 4.— 1951. Значение грызунов в проблеме лесоразведения и защита от них питомников и полезащитных лесных полос, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. VI.— 1951а. Размножение и колебания численности желтогорлой мыши, там же.

Снигиревская Е. М., 1952. Роющая деятельность и убежища желтогорлой мыши, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5.

Стрельников И. Д., 1933. Физиологические основы экологии грызунов, Сб. ВИЗР, № 7.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

ДИНАМИКА АРЕАЛА И ПРОМЫСЛОВОГО ЗНАЧЕНИЯ ОНДАТРЫ В СССР

Н. П. ЛАВРОВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт охотничьего промысла Министерства заготовок СССР

Среди работ по акклиматизации диких зверей опыт введения в фауну многих областей СССР ондатры (Ondatra zibethica L.) в отношении количества расселенных особей, размера заселенной площади и практических результатов указанного мероприятия не знает себе равного.

В настоящей статье автор ставит своей задачей показать лишь ход расселения ондатры, современный ее ареал в нашей стране, созданный за короткий срок в результате проведения огромной по объему целенаправленной работы, и рост промыслового значения этого нового пушного вида. В журнальной статье нет возможности описать быстро изменяющийся ареал по годам, поэтому дается картина распространения ондатры в конце каждого, произвольно взятого, периода.

Материалы по расселению и распространению ондатры автором собирались систематически, начиная с 1929 г. В установлении современного ареала этого грызуна большую помощь присылкой соответствующих сведений оказали зональные лаборатории ВНИО, областные и районные конторы Заготживсырье Министерства заготовок СССР, рыболовецкие организации Центросоюза и областные Управления охотничьего хозяйства.

Ондатра впервые была выпущена в 1928 г. на Большом Соловецком и Карагинском о-вах. Первый выпуск в материковые водоемы был проведен автором настоящей статьи 11 сентября 1929 г. К концу 1930 г. ареал вида ограничивался упомянутыми островами, оз. Слободским с впадающими в него и вытекающими речками (Архангельская область) и Катромским (Вологодская область), а также небольшим количеством водоемов в долинах рр. Тавды (Свердловская область), Демьянки (Тюменская область), Елогуя (Красноярский край) и Токко (Якутская АССР) (рис. 1). За первые 3 года в пяти областях, одном крае и в одной АССР было расселено около 670 ондатр [1].

В течение следующих 5 лет (1931—1935 гг.) объем работ значительно расширился, в новые области было выпущено 7180 ондатр. Кроме того, дополнительно расселено 4130 особей в выше перечисленные районы. В 1935 г. начат промысел ондатр — в шести областях было заготовлено около 4 тыс. шкурок.

В конце рассматриваемого периода ондатра довольно широко встречалась в Мурманской области по водоемам бассейнов оз. Имандры и рр. Умбы, Териберки, Поноя, Чапомы, Стрельны, Иоканьги и Варзуги. Значительно расширились границы распространения в Архангельской области; здесь ареал вида был представлен шестью пятнами, а именно:

[1] Здесь и в дальнейшем изложении цифры округлены.

в бассейне среднего течения р. Онеги (участок, смежный с Карело-Финской ССР), на побережье Онежской губы, на р. Золотице, в районе среднего течения Северной Двины, в бассейнах нижнего течения той же реки, рр. Кулоя и Вашки и, наконец, на левобережье р. Пинеги (р. Нельда). В Вологодской области ондатра занимала два небольших участка: оз. Катромское с вытекающей из него р. Катромой и верхнее течение р. Вожеги, а в Коми АССР — три: в бассейне верхнего течения р. Вычегды, по рр. Вуктылу и Цильме (правый и левый притоки р. Печоры). В описываемый период ондатра была завезена в Карело-Финскую ССР и поселена в районы, прилегающие к Онежскому озеру, и в озера системы р. Идель.

В Зауралье (Свердловская область) ондатра встречалась в водоемах бассейна нижнего течения рр. Южной Сосьвы и Лозьвы, а также по р. Тавде и ее левому притоку р. Черной. В Тюменской области она была распространена по р. Малой Сосьве, в среднем течении Казыма и по его левому притоку Амке, по рр. Сабуну и Ваху в районе пос. Корлики, по рр. Демьянке, Иртышу (ниже пос. Алымского) и на левобережье последнего по рр. Носке, Лайме и Алымке. Местообитание вида в Томской области ограничивалось бассейном среднего течения р. Тыма, а в Новосибирской — несколькими озерами Венгеровского и Чановского районов. В Красноярском крае ондатра встречалась на левобережье р. Енисея в следующих четырех пунктах: в районе пос. Дудинки, по р. Нижней Баихе (правый приток р. Туруханa), в бассейне р. Елогуя и в нескольких озерах системы р. Сыма.

Интродукция ондатры в Иркутскую область начата в 1935 г. Зверек был выпущен на территории Катангского района в озера верхнего течения Нижней Тунгуски (близ с. Непы) и Качугского района в озера долины рр. Манзурки и Анги (левый и правый притоки Лены). В пределах Бурят-Монгольской АССР ондатра обитала в бассейне р. Тунки (приток р. Иркута), в долине среднего течения рр. Селенги (Селенгинский аймак) и Верхней Ангары, а в Читинской области — на правом берегу р. Витима в озерах окрестностей пос. Неляты и Кокоревского. В Якутской АССР ареал вида ограничивался частью бассейна р. Токко и несколькими озерами в Кобяйском районе — по р. Берге (левый приток Лены) и в Кокуйском наслеге. Расселение ондатры в южных областях начато в том же 1935 г. Она была поселена в систему оз. Тели-Куль, в которой теряется р. Сары-Су (Кзыл-Ординская область), и в верхнюю часть дельты р. Или (Алма-Атинская область) (рис. 1).

В следующем пятилетии (1936—1940 гг.) 5460 зверьков было завезено в две новые автономные области, в десять областей и один край. Основная же масса ондатр (25 270 особей) была выпущена в порядке внутриобластного расселения. За этот период в результате естественного и искусственного расширения ареала вида значительно увеличились очаги ее распространения и созданы новые в следующих пунктах: в юго-восточной части Ленинградской области (Ефимовский район) [2], в нижнем течении рр. Пеши и Печоры (Архангельская область), в бассейне верхнего течения р. Выма — по рр. Сар-Ю и Пок-Ю (Коми АССР), в Кировской области, на р. Гремячей — верхнем притоке р. Вятки.

В лесостепи Западной Сибири в итоге проведения больших работ по расселению ондатры к концу рассматриваемого периода образовался огромный по площади очаг распространения вида. В Алтайском крае ондатра поселена в озера, сообщающиеся с рр. Барнаулкой, Космолом, Кулундой, Карасуком и Боганом, и во многие бессточные озера; в Горно-Алтайской области — на р. Аинке (приток Лебедя); в Кемеровской области — в бассейне рр. Томи и Ини; в Красноярском крае — в бассейне среднего течения Нижней Тунгуски, на рр. Чуне, Подкаменной Тунгуске (между пос. Байкитом и Вановара), Сереже и Суши. Последний пункт располо-

---

[2] На Карельский перешеек ондатра зашла из Финляндии.

жен в пределах Хакасской автономной области. В Красноярском крае крупные очаги распространения ондатры, созданные в бассейнах рр. Каса, Тасеевой и Кети и р. Кана, соединились в первом случае с областью рас-

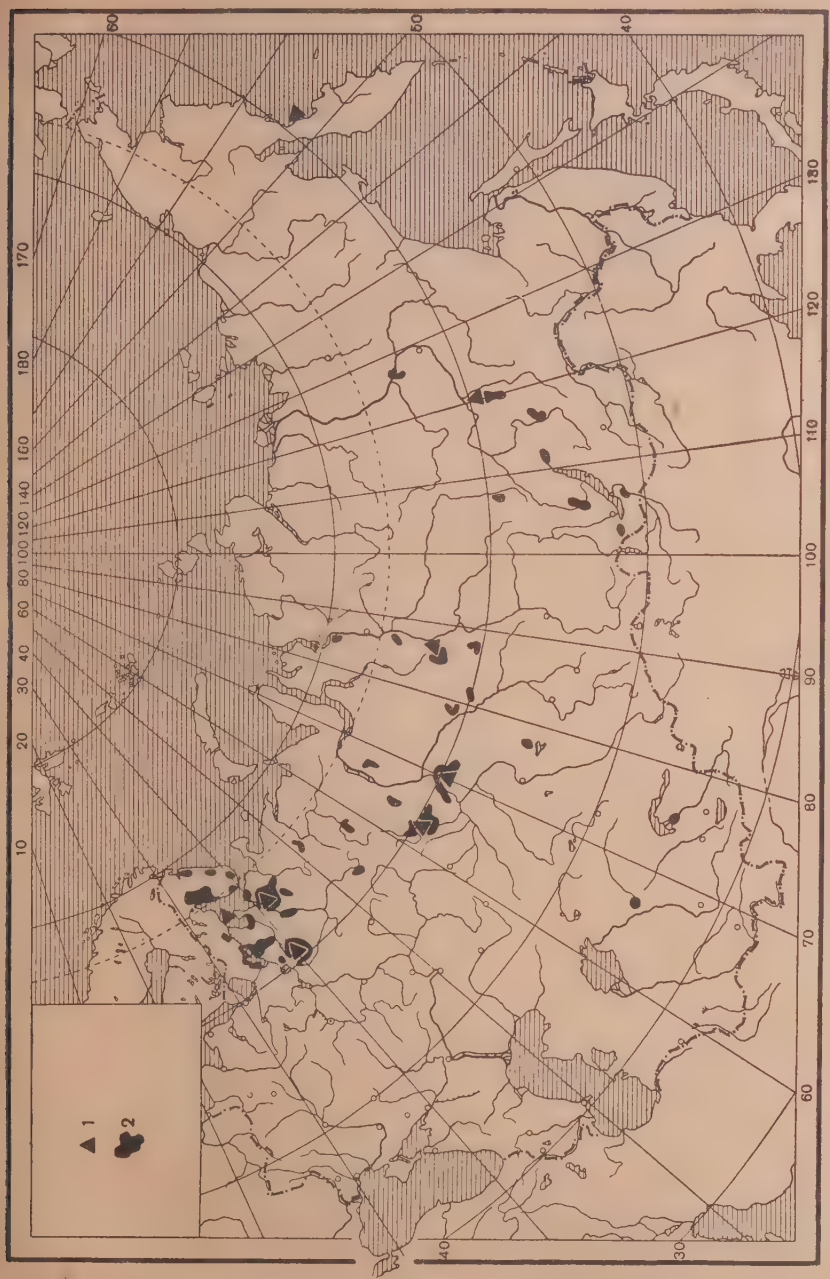


Рис. 1. Распространение ондатры в СССР на 1 января 1936 г.
1 — пункты выпуска ондатры в 1929—1930 гг., *2* — районы, заселенные ондатрой

пространения вида в Томской области, во втором — Иркутской области, где зверек был широко расселен в юго-западных районах, а именно: в водоемах системы рр. Оны, Уды, Ии, Оки, Китоя и др.

В Бурят-Монгольской АССР ондатра была поселена в озера долин среднего течения рр. Баргузина, Хилка, Чикоя, Оны и Ципы, в оз. Духо-

вое и Котокельское (близ восточного берега Байкала), в систему оз. Еравное, Исингинское, Бусани и Баунт, в дельту Селенги, в бассейны рр. Иволги, Сухары и нижнего течения Джиды. В Читинской области ондатра была выпущена в озера долины р. Чикоя; в Амурской области — в бассейне р. Уркана (приток Зеи); в Нижне-Амурской области ондатра была выпущена в оз. Мухтель, по нижнему течению рр. Тугура и Уды, а в Якутской АССР — в устье р. Ундюлюня (Жиганский район), в озера бассейна нижнего течения рр. Мархи, Вилюя, Наманы, Алдана и Нюи, в озера среднего и Нижнего течения Амги, в окрестностях г. Якутска, на рр. Чурапче, Черендее и Кемпедяй (притоки рр. Татты, Лены и Вилюя).

В Казахской ССР ондатра была выпущена близ г. Кзыл-Орды, откуда она проникла в низовье Сыр-Дарьи. Кроме того, зверьки, разбежавшиеся из хозяйства, расселились по рр. Аксайке и Малой Алмаатинке (Алма-Атинская область) (рис. 2).

На рис. 2 видно, что к концу 1940 г. ареал ондатры в СССР был представлен в виде многих изолированных одно от другого пятен, размещенных в 29 областях, краях и республиках. Некоторые из очагов распространения имели большую площадь с огромным количеством водоемов, заселенных этим грызуном. В течение рассматриваемого периода сильно увеличилось общее поголовье вида и резко возросло его промысловое значение.

С 1937 г. ондатра включена в государственный план заготовок пушнины. Удельный вес шкурок ондатры по стоимости в общесоюзных заготовках пушнины в 1940 г. уже составлял 2,7%. Годовой выход продукции в среднем за год равнялся 210 тыс. шкурок.

В первые годы Великой Отечественной войны работы по расширению ареала ондатры почти прекратились. В течение 1941—1943 гг. в восьми областях и одной АССР было выпущено менее 2 тыс. зверьков; в три новые области — Горьковскую, Семипалатинскую и Талды-Курганскую — завезено только 76 особей, из них девять расселено с учебными целями на территории, закрепленной за биологической станцией Горьковского университета.

В 1944 г. было выпущено уже около 4 тыс. особей. По 1953 г. включительно расселено приблизительно 87 тыс. ондатр.

Рассматриваемый период характерен тем, что большое внимание было уделено заселению новых областей, при этом преимущественно Европейской части Союза. Ондатра была интродуцирована в 52 (33) области, два (один), края, восемь (семь) автономных республик и две (две) союзные республики, не имеющие областного деления[3]. В пределах Европейской части Союза расселена примерно треть указанного числа особей ондатры.

Быстро возросло промысловое значение ондатры. В ряде областей она стала главным или одним из основных промысловых видов. По Союзу в целом ее удельный вес превысил 10% стоимости заготовляемой пушнины всех видов (1949 г.).

Ареал ондатры в СССР к концу 1953 г. имел следующий вид. В Белорусской ССР ее распространение ограничивалось частью Брестской области; здесь она обитала по рр. Лесне, Муховцу и др., преимущественно в пределах Каменецкого и Кобринского районов. В Западной Украине ондатра заселяла рр. Лугу, Стырь, Стоход и Горынь (притоки Буга и Припяти, Волынская область), около двух третей территории Львовской и половины — Дрогобычской областей (бассейны верхнего течения Западного Буга и Днестра и правых притоков Сана), а также часть бассейна р. Тиссы — Береговский канал, рр. Латорицу, Рику и др.,—

---

[3] В скобках указано количество областей, краев и т. д., расположенных в пределах Европейской части СССР.

в границах Закарпатской области. В Западную Украину и Белоруссию ондатра проникла не так давно из соседних стран; например в верховьях Днестра она впервые была отмечена в 1944 г. (Татаринов, 1952). В 1950—

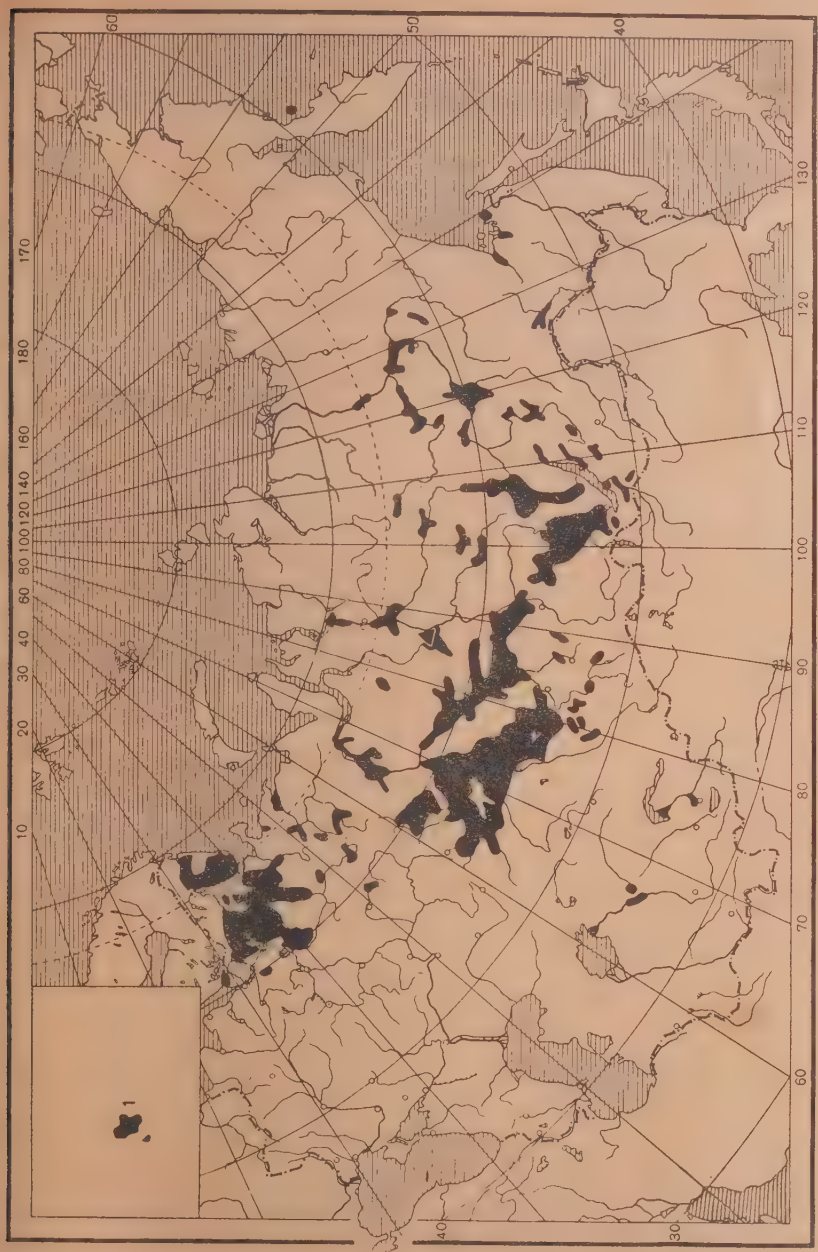


Рис. 2. Распространение ондатры в СССР на 1 января 1941 г.

I — районы, заселенные ондатрой

1953 гг. ондатра поселена в рр. Стоход, Турию, Икву, в пойму верховья Припяти и в водоемы бассейна среднего течения Горыни — рр. Борковая, Путиловка и др. (Волынская и Ровенская области). В другой части УССР ареал вида представлен относительно небольшими, разобщенными одно от другого, пятнами, расположенными в следующих пунктах: пойма

Днепра в пределах Каневского района, торфяные карьеры по рр. Волк и Икопоть — притокам Южного Буга и Случи (Хмельницкая область); р. Вир — приток Сожа, Черниговская область; р. Трубеж — Киевская область; верховье Ингульца и Ингула, а также водоемы поймы Днепра на территории Ново-Георгиевского и Онуфриевского районов Кировоградской области; р. Тясмин в пределах последней и Хмельницкой областей; бассейн оз. Китоя — в низовьях Днестра и р. Кодыма, а также плавни нижнего течения Днестра, включая Кучурганский лиман и р. Турунчук (Одесская область); рр. Ворскла, Сула и Вись в Сумской и Полтавской областях; нижнее течение Южного Буга, Ингула (Николаевская область), Днепра — вверх до Каховки и Ингульца (Херсонская область); плавни Днепра в пределах Запорожской области; р. Орель (Днепропетровская область); озера долины среднего течения Северного Донца в северной части Ворошиловоградской области[4].

В Молдавской ССР ондатра обитает в плавнях р. Реута; в долине Днестра вверх, примерно до г. Бендер, в ближайших к реке озерах — Красное, Кберу, Албаджиу и т. д. и по правым притокам Днестра — Быку, Ботно и др. (Кузнецов, 1952); она выпущена и в юго-западной части республики между рр. Прутом и Большим Ялпухом.

Ондатра заселяет почти весь Кольский полуостров. Ее нет лишь на побережье Баренцова моря, в западных районах Мурманской области и в северо-восточной части, между рр. Иоканьгой и Поноем. По непроверенным сведениям, она появилась в Печенегском районе, граничащем с Финляндией. В Карело-Финской ССР вид распространен повсеместно, исключая небольшой участок территории, смежный с Мурманской областью. Южная граница сплошного ареала ондатры в Ленинградской области проходит несколько южнее Ленинграда, Волхова и Тихвина. Кроме того, зверек встречается по р. Долгой (приток р. Луги), в группе Сяберских озер и на оз. Вяльем, расположенных соответственно в Кингисеппском, Лужском и Гатчинском районах. Ондатра заселяет значительную часть Архангельской области (включая Соловецкие о-ва), ее нет лишь в бассейнах среднего течения р. Мезени и нижнего течения р. Вычегды, а также в районе, ограниченном р. Сояной, горлом Белого моря и Мезенской губой, и в Ненецком национальном округе, исключая долины рр. Пеши, Печоры и Сулы (Семенов, 1950). Вид широко распространен и в Вологодской области; он отсутствует лишь в районах или их частях, смежных с Новгородской, Ярославской, Костромской и Кировской областями. В пределах Коми АССР наличие ондатры зарегистрировано в следующих пунктах: р. Цильма и ее притоки Тобыш, Кось-Ю и Мыла; рр. Сар-Ю, Пок-Ю и ряд других притоков верхнего течения Выма; долина Печоры вниз, примерно до Усть-Усы; низовье рр. Усы, Колвы и Кожвы; рр. Лем-Ю, Козла, Подчерье, Северная Мылва, Вуктыл, Гудыр-Вож, Когель, Кобла-Ю, Сойва, Кылым, Рась-Ю, Лепта, Ылыч и др. (впадают в р. Печору или в ее притоки); бассейн верхнего течения Вычегды (выше Сыктывкара) — рр. Северная Кельтма, Кулой, Сысола, Аныб, Пивь-Ю, Воль, Южная Мылва, Ыктыл, Вочь, Кужба; притоки среднего течения Лузы — Ожин и Бухтым; р. Летка — приток Вятки.

Ареалы ондатры в Коми АССР и Кировской области смыкаются в районе рр. Лузы, Кобры и Сысолы. В упомянутой области ондатра встречается, кроме того, по р. Вятке — от верховья примерно до г. Котельничи — и по ее притокам первого и второго порядка — Омутной, Чепце, Белой, Холунице, Быстрице, Снигиревке, Кордяге, Боковой, Кишкиле, Вое и по многим другим мелким речкам, а также по р. Каме и некоторым ее левым притоком, как-то; Лупье, Волоснице, Рыте и др. Наконец, в 1953 г. ондатра поселена в р. Волосницу (бассейн р. Юга).

---

[4] Ондатры, разбежавшиеся в 1930 г. из хозяйства и поселившиеся в водоемах верхнего течения р. Мерефы близ Харькова, не сохранились.

В другой части Европейской территории СССР ареал ондатры в настоящее время носит очаговый характер в связи с тем, что ее начали расселять здесь сравнительно недавно. Ондатра встречается в следующих пунктах. Калининградская область: рр. Товарная, Промысловая, Бичева, впадающие в Курский залив, бассейн р. Переголя, побережье упомянутого залива и Калининградского; Эстонская ССР: район оз. Вырте-Ярви, рр. Улила, Эма-Йыги и ряд мелких озер в юго-восточной части республики; Псковская область: бассейн Чудского оз. — рр. Желча, Ремда и Галмачиха; Новгородская область: северо-восточное побережье оз. Ильмень, бассейны р. Мсты — рр. Перетна и Пало, оз. Боровно, Заозерье и др. — и р. Меглинки — р. Черпавка, оз. Черное, Меглино и ряд других, более мелких; Великолуцкая область: водоемы бассейна верхнего течения Ловати, Торопы и Великой (оз. Белое, Кудинское, Соломенное, Заликовское, Заволочье и др.); Калининская область: оз. Верестово — расширенная часть русла р. Мологи; Смоленская область: р. Хмость — правый приток Днепра, оз. Куприно и Пениспар; Брянская область: р. Снежеть и торфяные карьеры в районе пос. Белые Берега; Калужская область: р. Суходрев с притоками Медынкой и Путынкой, водоемы среднего течения рр. Жиздры (примерно между г. Козельском и устьем Вытебети) и Болвы с ее притоком Неполотью; Орловская область: рр. Орлик и Нугрь — притоки Оки, р. Вытебеть [5]; Курская область: водоемы бассейна р. Сейма (Льговский район); Ярославская область: оз. Неро и р. Нерль; Костромская область: оз. Чухломское и Галичское, их притоки и речки, вытекающие из них,— Святица, Средняя, Ноль, Рухтомша, Ведомша, две Вексы и др., р. Нея и Сусанинское болото, расположенное между гг. Костромой и Буем; Ивановская и Владимирская области: рр. Кузька, Добрица и др.— притоки Клязьмы и Луха, оз. Великое в Вязниковском районе, Исихра и Котлино — в Собинском районе; Горьковская область: район г. Балахны, рр. Ветлуга и Керженец и их притоки — Березовка, Шумлева, Люнда, Важня, Уста, Хмелевая и др.; Арзамасская область: р. Пьяна, ее приток Чека, р. Сережа, Пустынские озера (Чернухинский район), левые притоки Суры ниже впадения в нее Пьяны; Рязанская область: оз. Мартыновское, Перветень и др.— системы р. Пры; Тамбовская область: среднее течение р. Цны; Марийская АССР: лесные озера и пойма р. Большой Кокшаги Горно-Марийского района; Чувашская и Мордовская АССР: водоемы поймы среднего течения Мокши и Суры, рр. Алатырь и Мокшанка; Татарская АССР: пойма нижнего течения Камы и участок реки между притоками Белой и Иком, низовье последних двух рек, р. Буга; Ульяновская область: водоемы поймы левого берега Волги выше Ульяновска (Аписов, 1953); Молотовская область: пойма Камы на участке г. Усолье — г. Оса, р. Южная Кельтма с притоками Лопья и Бортом, р. Печора и ее приток Унья, среднее течение Вишеры, верховья рр. Иньвы и Обвы, р. Чермоз (правый приток Камы), нижнее течение Сылвы с притоком Сырой и ряд других небольших рек; Удмуртская АССР: пойма Камы ниже г. Сарапуля, р. Чепца; Свердловская область: бассейн среднего течения р. Уфы (основная часть ареала ондатры находится в Азии); Башкирская АССР: пойма р. Белой вверх, примерно до г. Бирска, нижнее течение р. Демы и водоемы системы верховья Миасса (восточный склон Уральского хребта); Гурьевская область: водоемы восточной части дельты Волги (выпуск 1953 г.) [6].

В восточной части Северного Кавказа ондатра встречается в дельте

---

[5] По непроверенным сведениям, ондатра спустилась по этой реке в пределы Калужской области и проникла в верховье Рассеты, протекающей по границе упомянутой и Брянской областей.

[6] В 1929—1930 гг. ондатры, разбежавшиеся из Пушкинского зверосовхоза (Московская область), поселились в р. Скалбе. Повидимому, в небольшом количестве они сохранились до настоящего времени. Следы ондатры наблюдал А. Н. Формозов в окрестностях г. Пушкино в 1953 г.

Терека — по протокам и озерам системы Нового Терека (Дагестанская АССР) и Старого Терека, в частности по Коктюбейскому протоку, а также по р. Джалке — правому притоку Сунжи (Грозненская область). Более широко ондатра распространена в Краснодарском крае. Здесь она живет во многих лиманах и ериках Кубанских плавней к югу от г. Приморско-Ахтарска, примерно до Курчанского лимана (Темрюкский район). Отсюда ондатра далеко разошлась на восток — например, по рр. Кирпили, Кочетам и Попуре. Кроме того, в 1952—1953 гг. она поселена в рр. Челбасы, Большой Бейсуг и в правый приток Кубани — Адагум.

Ондатра, выпущенная в оз. Большой Жерон, расположенное между рр. Десной и Нерусой (Брянская область), в пойменные озера рр. Дона (Воронежская область) и Илека, а также в бассейне р. Кумака (Чкаловская область), очевидно, не прижилась. По сообщению областных контор Заготживсырье и Управлений охоты, в последние годы в перечисленных пунктах ондатру не наблюдали.

В Западной Сибири ондатра расселилась очень широко. Этому способствовало наличие густой сети рек в Зауралье, которые являются основным миграционным путем для ондатры. В равнинной тайге, кроме множества рек, имеется изобилие болот на водораздельных пространствах, облегчающих ондатре расселение. Переход из одной речной системы в другую становится особенно доступным в период весеннего паводка, который характерен для данной местности своей продолжительностью и затоплением огромной площади суши и заболоченного леса. Быстрому расширению ареала вида в лесостепной зоне способствовали обилие озер и проведение массового расселения зверька.

Северная граница относительно сплошного распространения ондатры в Западной Сибири проходит примерно через следующие пункты: среднее течение рр. Сыни и Войкара, пос. Халас-Пугол на Малой Оби и Ямбурга — на левом берегу Оби, окрестности пос. Яр-Сале, расположенного на западном побережье Обской губы, правые притоки Полуя, устье рр. Надыма и Ныды, пос. Тарке-Сале на р. Пуре, рр. Пелячья, Таз — на широте Северного Полярного круга, Парусовая — правый приток Таза (Тюменская область); р. Верхняя Баиха, верхнее течение Большой Хеты, рр. Грязная и Большая Пансураса, западная часть дельты Енисея примерно в 40 км ниже Усть-Порта (Красноярский край).

Западная граница следует по предгорьям Урала от р. Сыни через верхнее течение р. Ляпина и низовье р. Вольей (Тюменская область), далее она пересекает в верхнем течении рр. Пелым, Лозьву и Сосьву, а в среднем течении — Туру; затем идет через бассейн верхнего течения Тагила и Исети (Свердловская область), Караболки, Течи и Зюзелги, а потом — по правобережью р. Увельки (Челябинская область) и далее, пересекая среднее течение Тогузака и Тобола в районе г. Кустаная, достигает верховьев р. Убогана (Кустанайская область).

Южная граница от оз. Убоган следует к р. Ишиму (район устья Иман-Бурлука), затем вверх по этой реке до впадения Аккан-Бурлука. Далее она проходит через следующие пункты: оз. Салкын-Куль и Имантово, среднее течение р. Чаглинки, восточный берег оз. Чаглы (Кокчетавская область), устье р. Оми, пос. Татарский на Иртыше (Омская область), пос. Карасук (Новосибирская область), нижнее течение Бурлы, оз. Кулундинское, верхнее течение р. Алея, среднее течение Чарыша, низовье р. Песчаной. Затем граница идет вверх по Оби, по ее притокам Большой Речке и Чумышу (Алтайский край), а потом вновь по Оби, приблизительно до устья р. Ояша (Новосибирская область). Отсюда она следует к устью Кии (Томская область), охватывает бассейн среднего течения последней (Кемеровская область), р. Сереж, оз. Белое и другие более мелкие близлежащие водоемы (Хакасская автономная область), пересекает р. Чулым в районе с. Балахты, подходит к нижнему течению

Кемчуга и, наконец, достигает Енисея несколько ниже устья Кана (Красноярский край).

К югу от очерченной области в пределах Западной Сибири, Казахстана и Средней Азии ареал ондатры носит очаговый характер. Она встречается в водоемах нижнего течения Абакана, Большого и Малого Абакана (Хакасская автономная область), по р. Мрас-Су, Кондоме и в водоемах среднего течения Ини (Кемеровская область) [7], в бассейне верхнего течения Бии — рр. Пыжа, Уймень, Лебедь, Байгол, Аинка, Тюлем и др. (Горно-Алтайская автономная область) и на правом берегу Бии — в бассейне р. Нени (Алтайский край).

В Восточно-Казахстанской области ондатрой заселены дельта и пойменные озера Черного Иртыша, побережье оз. Зайсан и Марка-Куль, рр. Курчум, Кендерлык и Джарма, водоемы поймы Иртыша. На Зайсане ондатра встречается и в пределах Семипалатинской области, кроме того, она живет по р. Кокпекты в нижнем ее течении, на оз. Балыкты-Куль (близ станции Жангиз-Тюбе) и Большое Дюкалы (к северо-востоку от Семипалатинска), в системе Алакульских озер и в некоторых речках, впадающих в эти озера, например — Урджаре, Караколке, Женишке-Су и др.

В Павлодарской области местообитание ондатры ограничено несколькими озерами, как-то: Карасук, Малабай, Тлеумберды и т. д., расположенными на правобережье Иртыша. Ондатра выпущена в бессточные крупные озера Шемулды, Бактубай, Шебанды-Куль, Куянды-Куль, Шошкалы и Мамай, находящиеся в Кокчетавской области к югу и юго-востоку от г. Кокчетава. Ареал вида в Акмолинской области представлен двумя сравнительно небольшими очагами, один из них включает систему Кургальджинских озер и нижнее течение рр. Нуры, Кулан-Утмеса и Копа, второй — оз. Майбалык и ряд других, более мелких озер, расположенных вдоль Ишима выше г. Акмолинска.

В Кустанайской области ондатра обитает в районе г. Кустаная, а также по р. Тургаю и в системе озер того же названия. Последний очаг захватывает часть Актюбинской области, именно — озера нижнего течения Тургая и Иргиза до оз. Шалкар-Тенгиз. Кроме того, ондатра поселена в оз. Большой и Малый Джалангаш (южнее с. Иргиза), в водоемы бассейна верхнего течения Иргиза и в р. Киил — приток Уила. Более обширен ареал вида в Кзыл-Ординской области. Здесь ондатра живет в озерах близ станции Яны-Курган, в протоке Чиилике и озерах, лежащих между последним и Сыр-Дарьей возле станции Байгакум, в водоемах системы протоков Кок-Су, Кара-Узак, Сауран-Бай и Чиркейли (левый и правый берега Сыр-Дарьи), в нижнем течении Сыр-Дарьи, в дельте этой реки, включая оз. Камышлы-Баш, и по восточному побережью Аральского моря [8].

В Южно-Казахстанской области ондатра выпущена в озера левобережья нижнего течения р. Чу. По этой реке, в пределах соседней, Джамбулской области, она распространена до границы с Киргизской ССР, кроме того, зверек встречается в бассейне рр. Таласса и Ассы, нижнего течения Карагайты (приток Чу), а также по юго-западному и западному берегу оз. Балхаш, примерно до Бурубайтальской бухты. Последний очаг распространения ондатры простирается по южному и юго-восточному берегу озера, находящемуся уже в границах Алма-Атинской и Талды-Курганской областей, захватывая современную дельту Или. Вверх по этой реке она встречается спорадически до государственной границы. Кроме того, ондатра обитает на следующих реках: Чилик, Курту, Турген, Иссык, Большая и Малая Алмаатинка, Аксайка, Коскален, Исычка — и в озерах

---

[7] Ондатра, поселенная в ряд водоемов, лежащих южнее г. Кемерово, и на правобережье Оби в пределах Новосибирской области, не прижилась.

[8] Ондатра, выпущенная летом 1935 г. в озера нижнего течения Сары-Су, погибла.

близ этих речек (Алма-Атинская область). В Талды-Курганской области грызун этот живет в нижней половине системы Алакульских озер, в бассейне нижнего течения Текеса и Усека (правый приток Или), в низовьях Каратала, Ак-Су и Лепсы, а также по рр. Кундусу, Баскану и в ближайших озерах.

На территории Киргизской ССР ондатра встречается в следующих пунктах: бассейн среднего и нижнего течения Тюса и Джергалана; побережье оз. Иссык-Куль в районе Покровского, Тюпского и Джергаланского заливов, р. Кызыл-Бутак и с. Аманьева; оз. Кара-Мрен и р. Ак-Терек (Иссык-Кульская область); долины в бассейне р. Ак-Тал, Мынаки, Кокомерен и верхнего течения Чу (Тянь-Шаньская область); рр. Сусамыр, Ак-Су, Кара-Балты, Кашкы и их притоки, урочище Мелекеды — на левом берегу Чу (Фрунзенская область); на участке между рр. Нарыном и Кара-Дарьей: например, речки Шайдан и Кудуктуная, оз. Карамеке, Ярдарское и др. (Джалал-Абадская область); бассейн р. Гульчи (Ошская область).

В Узбекской ССР ондатра поселена в озера среднего течения Сыр-Дарьи (южнее Ташкента) и в Хорезмской области на левобережье Аму-Дарьи, в оз. Карп, Шор-Куль и др. В Кара-Калпакской АССР вид встречается почти по всей дельте Аму-Дарьи и к востоку от нее, по побережью Аральского моря.

Северная граница распространения ондатры в Восточной Сибири от устья Енисея следует в оз. Пясины, Малое, Глубокое и к западному берегу Хантайского. Далее она пересекает нижнее течение Курейки и правых притока Нижней Тунгуски — рр. Северную, Ерачиму (ондатра есть на оз. Ольга), Татаньчану, Виви и др., а по Туру, Кочечуме, Вовоплиму и Котуй достигает системы оз. Чиринда и Бегай. Затем граница идет в южном направлении, захватывая бассейн верхнего течения рр. Мойеро и Вилюя. По последней реке она следует на восток до устья, отклоняясь к северу по притокам Марк, Тюнгу и др., а по Лене вниз, примерно до 70° с. ш.

Восточная граница проходит по правобережью Лены и Алдана, захватывая нижнее течение рр. Маи и Уулра, а затем по левобережью Алдана и правому берегу Лены приблизительно до устья Вилюя. Надо указать, что ондатра встречается и в нижнем течении левых притоков Алдана, как-то: Татты и Тыды, а по Амге она поднимается приблизительно до 137° в. д. Отсюда граница следует вдоль левого берега Лены и правого берега Вилюя до устья Кемпендяя, первого крупного левого притока этих рек. По рр. Кемпендяю и Нахаре граница вновь достигает Лены (Якутская АССР). Далее, захватывая бассейн нижнего и среднего течения Чары и Большого Патома, граница по правому берегу Лены и нижнему течению Витима, по Маме и Чуе поднимается к пределам Бурят-Монгольской М.О.Р., а затем по Лене и Киренге направляется к истокам Ангары (Иркутская область).

Южная граница распространения ондатры, охватывая бассейн нижнего и среднего течения Иркута (Бурят-Монгольская АССР), следует по предгорьям Восточных Саян через верховья Большой Белой и Малой Белой, Большой Бирюсы и Малой Бирюсы (Иркутская область) и вновь по водоразделу рр. Кана и Маны подходит к Енисею (Красноярский край).

В предгорьях Восточных Саян вида в связи с необычайно пересеченным рельефом имеются многочисленные мелкие обособленные участки с малочисленными на ондатры жилыми угодьями. К крупным таким отнесется бассейн р. Тоа, территория между рр. Кизиром и Мойеро, Витимом и Нижней Тунгуской, Витимом, Наманой, Ниюй и Вакунайкой, Нижней и Подкаменной Тунгуской и т. д.

То же обстоятельство и сравнительно небольшой объем работ по расселению ондатры обусловливают наличие в Восточной Сибири и на Дальне-

нем Востоке многих изолированных один от другого очагов распространения вида, которые нередко расположены вдоль русла основных рек, захватывая нижнее течение некоторых их притоков.

Отдельные участки ареала ондатры расположены в следующих пунктах. Красноярский край: нижнее течение Амыла и Он (бассейн верхнего течения Енисея), рр. Авам и Тагенар (бассейн Дудыпты), Тагенарские озера, р. Хета близ пос. того же названия (наиболее северный пункт нахождения ондатры в СССР) и ее притоки — Сенокосная и Волочанка; Бурят-Монгольская АССР: нижнее течение р. Семцы, р. Селенга и ее притоки первого и второго порядка — Джида, вверх примерно до устья Терея, верхнее течение Темника, рр. Терей, Чикой, Хилок, Тугнуйка, Уда, Кудун, Амалат, Кыдымит и Жилинда, нижнее течение Курбы и Ангара, Витим с притоками — Конда, Джодотой, Холой, Муя и Бамбуйка, верхнее течение Ципы и Зазы, рр. Баргузин и Верхняя Ангара с притоками Котерей, Чуро, Кичерой, Иной и др., система оз. Кинылюшн, Баунт, Бусани, Еравное, побережье Чивыркуйского залива оз. Байкал и ряд речек, впадающих в это озеро, как-то: Тыя, Рель, Томпуда, Максимиха, Кика, Мантуриха, Мишиха, Переемная, Выдрилая, Осиновка и др.; Читинская область: бассейн рр. Сюльбана, Таксимы, Талая, нижнего течения Калара (правые притоки Витима) и верхнего течения Чары, рр. Хилок, Чикой, Талоча (левый приток Карейги), бассейн верхнего течения Олекмы; Якутская АССР: озера между рр. Адыча и Туостах в Верхоянском районе, отдельные, относительно небольшие участки в бассейне Индигирки, преимущественно на левобережье, и в низовье ее притоков — Аллаиха и Уяндины, озера главным образом на левом берегу среднего и нижнего (близ пос. Походска) течения Колымы, пойма Алдана южнее г. Томмота [9]; Магаданская область: нижнее течение Анюя в районе пос. Пятистенной и Анюйска, приток Колымы — Таскан; Камчатская область: о-в Карагинский; Амурская область: бассейн среднего течения Зеи, включая многие притоки, как-то: Гилюй, Уркан и Арги (нижнее течение), Тыда, Ту, Умлекан, среднее и нижнее течение Дена, мелкие притоки Амура — Берея, Онот, Ольга и пр.; кроме того, ондатра выпущена в озера нижнего течения Архары; Нижне-Амурская область: южное побережье Охотского моря, бассейн рр. Уды, Торома, Тыла и Тугура, речки, впадающие в залив Урбанский и залив Николая, р. Немелен (приток Амгуни), бассейн оз. Мухтель и Орель; Приморский край: нижнее течение Сучана, водоемы поймы Суйфуна вверх, примерно до с. Покровки, среднее и нижнее течения Даубихе, р. Або (впадает в Амурский залив), низовье р. Лефу и мелкие озера, расположенные по побережью оз. Ханка, пойма Имана вверх, приблизительно до с. Новопокровки; Сахалинская область: бассейн верхнего течения р. Тыми (рис. 3).

По 1953 г. включительно ондатра была поселена в 80 областях, четырех краях, 10 автономных и трех союзных республиках, не имеющих областного деления. В настоящее время ареал вида, нового для нашей фауны, занимает огромную площадь, ограниченную примерно 21—164° в. д. и 40°30′—71°30′ с. ш. Таким образом, в СССР ондатра встречается севернее, чем в Северной Америке, где она распространена, примерно, до 70° с. ш.

На значительной части описанной нами территории ареал ондатры в нашей стране носит очаговый характер. В большинстве случаев это связано с тем, что во многие пункты зверек поселен недавно, за истекший период он еще не успел широко расселиться. Поэтому картина распространения вида в ближайшие годы будет существенно изменяться.

Изложенные материалы, вместе с тем, свидетельствуют о больших территориальных возможностях для проведения мероприятий по дальнейшему расселению ондатры. В первую очередь следует обратить внимание

---

[9] Ондатра, выпущенная в 1944 г. в оз. Эик (Оленекского района), видимо, погибла.

на север Красноярского края, Якутию и Дальний Восток, где имеется огромное количество водоемов, пригодных для ондатры.

По мере расширения ареала вида будут увеличиваться и промысловые возможности. Одновременное внедрение наиболее рациональных сроков

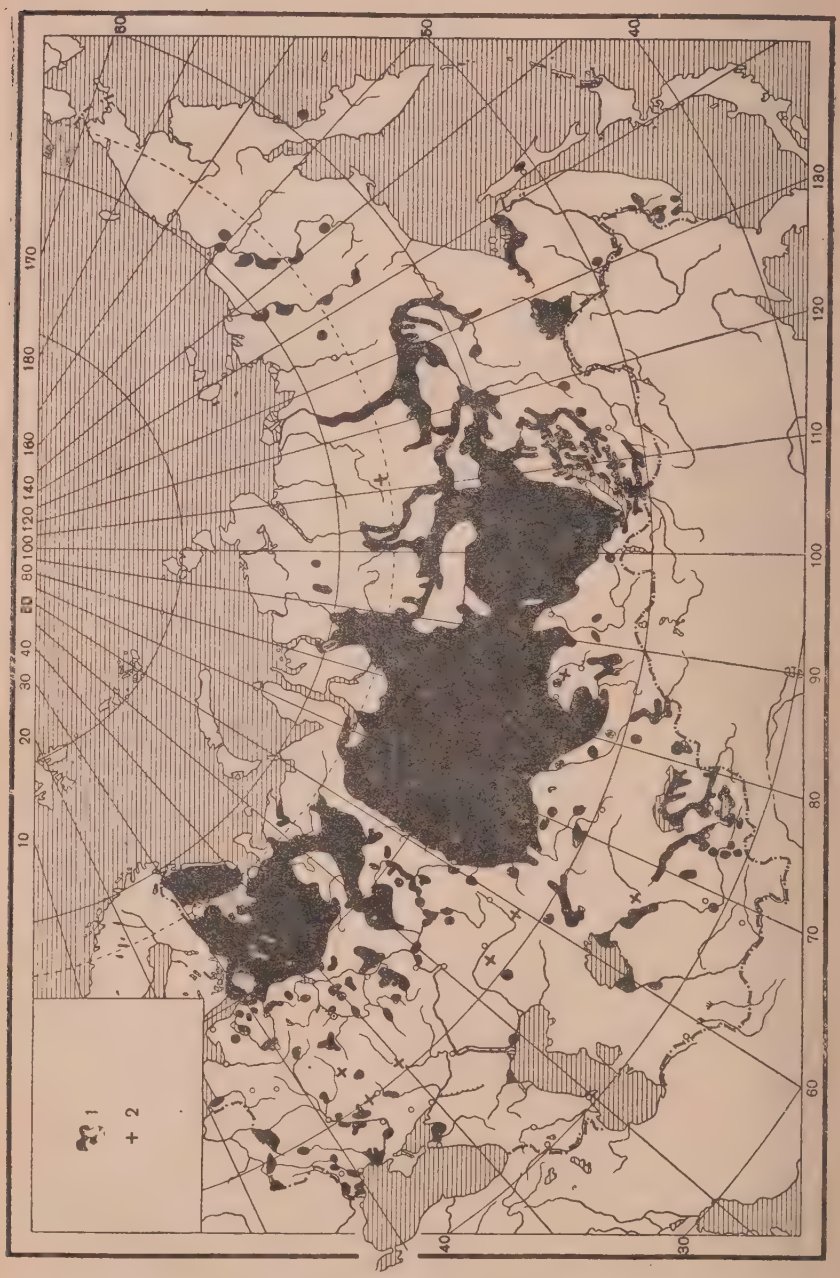


Рис. 3. Распространение ондатры в СССР на 1 января 1954 г.

1 — районы, заселенные ондатрой, *2* — пункты, где ондатра не прижилась

и способов промысла применительно к обстановке конкретного района и проведение мероприятий по улучшению условий существования ондатры обеспечат значительный рост численности, заготовок шкурок и значение этого пушного зверька в охотничьем хозяйстве СССР.

Литература

Аснисов Д. И., 1953. Акклиматизация ондатры в Волжско-Камском крае, Вопросы биологии пушных зверей, Тр. ВНИО, вып. XIII.

Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Корелов М. Н., Слудский А. А., Страутман Е. И., 1953. Звери Казахстана, изд-во АН Казахск. ССР, Алма-Ата.

Кузнецов Б. А., 1952. Фауна млекопитающих Молдавии, Изв. Молдавск. фил. АН СССР, № 4—5 (7—8).

Семенов Б. Т., 1950. Акклиматизация ондатры в Архангельской обл. и Коми АССР, Тр. Всесоюз. н.-иссл. ин-та охотн. промысла, вып. IX.

Татаринов К. А., 1952. Ондатра у верхів'ях Дністра і перспективи її використання, Наук. зап. природозн. музею Ін-ту агробіол., т. II.

Фетисов А. С., 1949. Обзор млекопитающих Кяхтинского аймака Бурят-Монголии Тр. Кяхтинск. краевед. музея им. акад. В. А. Обручева.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

О СПЯЧКЕ СУСЛИКА-ПЕСЧАНИКА (CITELLUS MAXIMUS PALL.) НА ОСТРОВЕ БАРСА-КЕЛЬМЕС

М. И. ИСМАГИЛОВ

Институт зоологии АН КазССР

8—9 месяцев в году суслик-песчаник проводит в спячке. Такой большой продолжительностью ее и в связи с этим крайне ограниченным периодом активной жизни не обладает ни одно животное, близкое к этому суслику.

Изучение спячки данного вида имеет значение для решения многих вопросов прикладного характера — пушного дела, эпидемиологии и т. д.

В настоящей статье приводим результаты наблюдений над спячкой суслика-песчаника на о-ве Барса-Кельмес (Аральское море). В ней подытожены материалы, собранные в течение 5-летних (1941—1946) полевых стационарных работ. Другие вопросы экологии вида на этом острове освещены в ранее опубликованных статьях (Исмагилов, 1952, 1953, 1953а; Тимофеев, 1934).

Принято считать, что летняя спячка сусликов в основном связана с недостатком влаги в кормах в сочетании с высокой температурой воздуха, а зимняя — с недостатком пищи и холодом.

Д. Н. Кашкаров и Л. Лейн-Соколова (1927), подробно описавшие явление летней спячки желтого суслика, указывают на полное соответствие кривой годового цикла жизни этого грызуна с кривыми изменения влажности растений и на этом основании приходят к заключению о том, что единственной причиной летней спячки является отсутствие воды в кормах. Однако, как будет показано в дальнейшем, такое объяснение является односторонним и поэтому недостаточным.

В настоящее время имеются две взаимно противоположные точки зрения на причины, обусловливающие механизм спячки. К. М. Быков и А. Д. Слоним (1949) справедливо отмечают, что при решении вопроса о спячке неприемлема ни крайняя точка зрения экологов, объясняющих появление гетеротермии лишь воздействием факторов внешней среды, ни точка зрения некоторых физиологов, объясняющих ее лишь эндогенными влияниями.

Явление спячки, действительно сложное и еще далеко не изученное, обусловливается действием комплекса факторов как внешних, так и внутренних. У суслика-песчаника оно не может обусловливаться влиянием только внешних факторов уже потому, что суслик, как теплокровное животное, обладает широкими приспособлениями к изменению температуры окружающей среды. Кроме того, спячка у песчаника является весьма древним приспособлением, которое наложило настолько глубокий отпечаток на всю организацию и физиологию этого вида, что временные изменения во внешней среде не могут оказывать на спячку непосредственного решающего влияния.

Вскоре после окончания размножения суслики начинают готовиться к спячке. Усиленно питаясь, они накапливают жир, который служит не

только запасом пищи, защитным средством от холода во время зимней спячки, но и, кроме того, способствует изменению физиологии крови и т. д. (Калабухов, 1946).

Полусонные животные, глубоко зарываясь в норы, попадают в условия среды, способствующие тормозным процессам в коре больших полушарий, что приводит к оцепенению, которое является первым признаком впадения в спячку. К этим условиям относятся абсолютное отсутствие света, что выключает зрение, и отсутствие звука, выключающее слух.

Суслики спят крепко; при этом температура их тела понижается и находится в зависимости от температуры окружающей среды, крайне замедляются дыхание и сердцебиение (одно дыхательное движение в течение 4—5 мин.), а обмен веществ падает до минимума; животные свертываются в шар, чем достигается уменьшение поверхности тела, излучающей тепло.

Процесс пробуждения происходит обычно быстрее и дружнее, чем процесс залегания. Пробуждаясь, суслики начинают шевелиться и делать судорожные движения головой, ногами и позднее всем телом, накапливая таким образом тепло в организме, дыхание и сердцебиение учащаются, зверьки открывают глаза, начинают реагировать на окружающее. Вскоре у животного появляется голос, сначала слабый и глухой, а позднее звонкий и пронзительный.

Сложность описываемого явления заключается в том, что не все особи данного вида одинаково и одновременно реагируют на изменившиеся условия в окружающей среде, поэтому не у всех сон протекает одинаково крепко и в одни и те же сроки. Так, первыми ложатся в спячку взрослые самцы и взрослые самки, которые в этом году не участвовали в размножении, потом залегают взрослые самки, рожавшие молодых. Последними уходят в спячку неполовозрелые особи и молодняк данного года рождения. Весной же первыми выходят на поверхность взрослые самцы, затем взрослые самки, в последнюю очередь — суслики переходного возраста. При этом среди полувзрослых особей отмечается обратный порядок пробуждения: самцы начинают выходить позже самок.

Уже в конце мая суслик-песчаник постепенно начинает накапливать под кожей запасы жира, чистить и приводить в порядок свою нору. Вскоре он залегает в спячку, закрыв при этом нору изнутри земляной пробкой. Так ложатся нормально упитанные взрослые особи, которые спят, не выходя из своей норы, до весны следующего года. Несколько иначе протекает спячка у молодых сусликов. Они ложатся с некоторым опозданием и упитаны не столь хорошо.

Некоторые зверьки ненадолго прерывают свой сон и в оттепель выходят из нор в поисках корма. Таких зверьков нам приходилось наблюдать даже в декабре и январе. Появление сусликов на поверхности в осенние месяцы часто наблюдается после засушливого лета, когда растительность рано выгорает и зверьки не могут накопить необходимого для непрерывной спячки количества подкожного жира. Наоборот, когда лето сравнительно влажное, а растительность в пустыне достаточно развита, суслики нагуливают жир и уходят в спячку даже раньше обычного срока. При этом молодые ложатся почти одновременно со взрослыми. После такого лета никаких повторных выходов в осенний период не наблюдается.

Таким образом, в благоприятные в кормовом отношении годы происходит наиболее дружное залегание сусликов, и поэтому настоящей летней спячкой бывают охвачены не только взрослые, но и молодые особи.

Дружное залегание сусликов сказывается и на пробуждении зверьков весной следующего года. Например, таким годом для суслика-песчаника в некоторых районах Казахстана, в том числе и на о-ве Барса-Кельмес, был 1946 г., когда было отмечено почти одновременное пробуждение зверьков на многих участках опромышляемого массива.

Но чаще период пробуждения суслика-песчаника оказывается довольно растянутым, и это объясняется прежде всего неблагоприятными климатическими условиями. Окончательному выходу сусликов из нор часто мешают весенние осадки, заморозки, сопровождающиеся оттепелями, и т. д. Массовое появление грызунов совпадает со временем наступления постоянных теплых дней и происходит при более или менее установившейся погоде.

Сроки спячки сусликов зависят прежде всего от района их обитания: в южных районах зверьки залегают и просыпаются раньше, чем в северных. Некоторую разницу в сроках залегания и особенно пробуждения можно наблюдать в различные годы даже в одном и том же районе обитания. Различия в сроках пробуждения зависят от того, насколько рано начинается весна в этом районе. Об этом говорят данные о сроках спячки суслика-песчаника на о-ве Барса-Кельмес, которые приводятся в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Сроки массового залегания и пробуждения сусликов

Годы	Взрослые суслики			Молодые суслики		
	Массовое залегание	Массовое пробуждение	Продолжительность спячки (дней)	Массовое залегание	Массовое пробуждение	Продолжительность спячки (дней)
1941/42	5.VI	10/IV	299	—	—	—
1942/43	1.VI	1/IV	304	15.VIII	15.IV	243
1943/44	5.VI	22/II	265	1.VII	10.III	253
1944/45	1.VI	21/III	294	15.VIII	5.IV	234
1945/46	25.V	15/III	233	30.VI	29/III	272
Средняя	—	—	279	—	—	250

Таблица 2

Начальные сроки залегания и пробуждения сусликов

Годы	Взрослые			Молодые		
	Начало залегания	Начало выхода из нор	Продолжительность спячки (дней)	Конец* залегания	Конец выхода из нор	Продолжительность спячки (дней)
1941/42	25.V	1.III	279	15.VII	15.IV	274
1942/43	20.V	5.III	289	15.XII	25.IV	283
1943/44	25.V	5.II	256	26.VII	20.III	237
1944/45	20.V	22.II	278	10.VII	10.IV	274
1945/46	20.V	16.II	272	1.VII	1.IV	274
Средняя	—	—	275	—	—	268

* Во внимание не приняты отдельные особи, задержавшиеся до поздней осени на берегах водоемов и на морском берегу (1942 и 1944 гг.).

В табл. 1 показаны сроки массового залегания и пробуждения, причем они более точны в отношении спячки молодых особей, которые в массе выходят из нор сразу после пробуждения — их выход не задерживают

неблагоприятные метеорологические условия ранней весны. Продолжительность же спячки у взрослых сусликов здесь несколько преувеличена, так как почти ежегодно, ввиду неблагоприятной весны, животные после пробуждения долго задерживались в норах, пережидая непогоду; поэтому массовое появление их наблюдалось очень поздно. Так, например, в 1942/43 г. основная масса взрослых сусликов не выходила из нор в течение 304 дней (10 месяцев).

Продолжительность спячки суслика-песчаника точнее отражают данные табл. 2, составленной исходя из начальных сроков спячки, откуда видно, что в среднем взрослые особи спят 275, а молодые 268 дней, т. е. почти одинаковое количество дней, несмотря на разновременность их залегания и пробуждения.

Время, в течение которого вся популяция суслика-песчаника находится в состоянии бодрствования, колеблется от 1 до 2 месяцев (с конца марта или конца апреля по конец мая). В продолжение этого времени осуществляется наибольший контакт между зверьками. Время, когда на поверхности можно встретить бодрствующих сусликов, колеблется от 134 до 270 дней; оно приходится на весенние, летние и осенние месяцы. Этот период характеризуется возможностью контактирования грызунов.

Начало залегания в разные годы остается почти неизменным — оно приходится на 20—25 мая (табл. 3).

Таблица 3

Длительность периода залегания сусликов в различные годы

Годы	Начало залегания	Конец залегания	Длительность периода залегания (дней)	Условия в период залегания
1942	20.V	15.XI	179	Дождливый год
1943	25.V	26.VII	62	» »
1944	20.V	20.XI	184	Засуха
1945	20.V	1.VII	41	Хороший корм
1946	25.V	15.VIII	80	» »
Средняя	—	—	105	—

Отсюда следует, что изменение климатических условий и состояние растительности не оказывают влияния на залегание первых зверьков. В данном случае мы, видимо, имеем дело с отдельными экземплярами сусликов, успевшими нагулять жир и уйти в спячку при любых условиях среды. Изменение условий среды оказывает решающее влияние на ход залегания популяции в целом. Отдельные колонии сусликов долго задерживаются в дождливые годы на берегах пресных водоемов (1942 г.), так же поздно ложатся некоторые молодые и в сильно засушливые годы (1944 г.), долго оставаясь на морском побережье и переключаясь на прибрежные корма. Не исключена возможность и повторных выходов сильно истощенных молодых зверьков в засушливые же годы, но уже в период осенней вегетации растительности, что было отмечено нами в 1944 г. В более богатое в кормовом отношении лето 1945 г. конец залегания пришелся на 1 июля, а длительность периода залегания была равна 41 дню, т. е. была наименьшей за все годы наблюдений.

Длительность периода пробуждения меньше таковой периода залегания (табл. 4).

Сроки появления первых сусликов по годам чередуются, на что также указывал В. С. Бажанов (1940) для рыжеватого суслика. Начало выхода взрослых сусликов после спячки тесно связано с общим ходом весны.

В раннюю весну 1944 г. оно отмечено на месяц раньше, чем в предыдущие 2 года. По данным В. С. Бажанова, пробуждение рыжеватого суслика находится в зависимости от средней температуры воздуха и почвы за 5 дней до пробуждения и от глубины снегового покрова. Для суслика-песчаника на о-ве Барса-Кельмес мы не отметили такой зависимости.

Таблица 4

Длительность периода пробуждения сусликов

Годы	Начало появления	Конец появления	Длительность периода выхода из нор (дней)	Условия до и в период появления
1942	1.III	15.IV	46	Дожди, заморозки, оледенение
1943	5.III	25.IV	51	Низкая температура, снеговой покров до 3 марта
1944	5.II	20.III	43	Ранняя весна
1945	22.II	10.IV	47	Холодная зима, метели в середине марта
1946	16.II	1.IV	43	Теплая зима
Средняя	—	—	46	—

Массовое пробуждение в основном совпадает со временем начала выхода на поверхность сусликов прошлогоднего помета, поэтому удельный вес последних в известной степени определяет характер пробуждения всей популяции. В 1943 г. размножение проходило крайне слабо, поэтому в 1944 г. почти не наблюдалось полувзрослых сусликов, и в результате этого продолжительность периода пробуждения в этом году была наименьшей. Это, между прочим, подчеркивает роль полувзрослых, еще неполовозрелых особей в формировании суслиного стада в различные сезоны года. На основании изучения возрастного состава популяции в текущем году возможно предсказать ее состав в будущем и в последующие годы, что чрезвычайно важно для регулирования промысла песчаника.

Интересно отметить, что, по данным С. Н. Варшавского и К. Т. Крыловой (1939), длительность периода пробуждения малого суслика составляет 11—15 дней и редко 17—22 дня (вместо 43—51 дня у суслика-песчаника). Повидимому, у малого суслика сроки пробуждения от спячки взрослых и молодых особей отличаются значительно меньше, чем у песчаника.

Выводы

1. Летне-зимняя спячка обусловливается действием как внешних, так и внутренних факторов. Спячка является исторически сложившейся особенностью вида, позволяющей суслику обитать в условиях северных пустынь. Она наложила отпечаток как на его организацию и физиологию, так и на экологию.

2. Внешние условия (климат, состояние растительности) влияют на явление спячки косвенно, вызывая то или иное физиологическое состояние животного. Метеорологические особенности весны и лета данного года прежде всего сказываются на состоянии растительности, что в свою очередь обеспечивает жиронакопление у сусликов и влияет на сроки залегания в спячку. Ввиду того, что продолжительность спячки остается более

или менее постоянной во все годы, время пробуждения косвенно зависит от метеорологических особенностей прошлого года Массовый выход взрослых сусликов непосредственно зависит от метеорологических условий данной весны.

3. Время пробуждения взрослых сусликов не совпадает со временем выхода их из нор. Эта разница особенно значительна в неблагоприятные весны. Время пробуждения молодых приходится на конец весны, поэтому у них оно почти совпадает со временем выхода из нор.

4. Сроки выхода из нор у взрослых и молодых особей отличаются примерно на 1,5 месяца, что вызывает соответствующую растянутость периода пробуждения.

Литература

Бажанов В. С., 1940. Зависимость пробуждения сусликов от метеорологических условий весны, Уч. зап. Каз. гос. ун-та, т. III, Алма-Ата.

Быков К. М. и Слоним А. Д., 1949. Опыт изучения кортикальных регуляций в естественных условиях жизни, Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций», Изд-во АН СССР, 5.

Варшавский С. Н. и Крылова К. Т., 1939. Экологические особенности популяции малого суслика в разные периоды жизни, Зоол. журн., т. XVIII, вып. 6.

Исмагилов М. И., 1952. Характеристика популяции суслика-песчаника на о-ве Барса-Кельмес, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.— 1953. Материалы по размножению суслика-песчаника на о-ве Барса-Кельмес, Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т. II.— 1953а. Некоторые данные о врагах и паразитах суслика-песчаника на о-ве Барса-Кельмес, Изв. АН КазССР, серия биол., вып. 8.

Калабухов Н. И., 1946. Спячка животных.

Кашкаров Д. Н. и Лейн-Соколова Л., 1927. Экологические наблюдения над Туркестанским желтым сусликом, Ташкент.

Наумов С. П. и Спангенберг Е. П., 1928. Результаты промыслово-биологических обследований песчаного суслика в северных Кзыл-Кумах и Аральских Кара-Кумах.

Орлов Е. И., 1929. Желтый суслик, Материалы к познанию фауны нижнего Поволжья, вып. IV, Саратов.

Тимофеев В. К., 1934. Материалы по биологии и экологии млекопитающих о-ва Барса-Кельмес в связи с акклиматизацией на нем желтого суслика. Зоол. журн., т. XIII, вып. 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

КАВКАЗСКИЙ ЛОСЬ (ALCES ALCES CAUCASICUS N. VER. SUBSP. NOVA) И МАТЕРИАЛЫ К ИСТОРИИ ЛОСЕЙ НА КАВКАЗЕ

Н. К. ВЕРЕЩАГИН

Зоологический институт АН СССР

До недавнего времени на основе имевшихся палеонтологических данных предполагалось (Верещагин, 1949), что лось появился на Кавказе в верхнем плейстоцене. Проникновение лося северного типа на Кавказ могло произойти, по этим данным, в период наибольшего похолодания как через Южно-Русскую равнину, так и по северному берегу Малой Азии со стороны Балкан.

Однако наши новые находки в нижнечетвертичных отложениях западного Предкавказья показали, что вопросы эволюции четвертичных видов и их ареалов не могут решаться столь упрощенно. Во-первых, еще в нижнеплиоценовом (понт?) захоронении близ Ставрополя, вскрытом так называемым Косякинским карьером, был найден лобнозатылочный фрагмент черепа плотнорогого жвачного, несущий ряд лосиных черт — горизонтальную боковую направленность пеньков рогов, сдавленность этих пеньков в дорсо-вентральном направлении и т. п. Систематическое положение этой формы, впрочем, еще не ясно. Ставропольская (Косякинская) «фауна», из которой теперь известно до 20 видов из отрядов насекомоядных, хищных, грызунов, хоботных, непарнопалых и парнокопытных, является последним свидетельством существования на юге Восточной Европы более или менее субтропических условий, в которых могли существовать и предки лосей. В сборах костей из верхнеплиоценовых — нижнеплейстоценовых отложений по Псекупсу (южнее Краснодара) попадались остатки «Alces sp.», в коллекциях теперь, видимо, не сохранившиеся (Громов, 1948). Остатки двух мелких форм лосей рода Alces или чрезвычайно близкого к нему были обнаружены мною в сборах из нижнечетвертичных галечников и конгломератов холма Цимбал и у Кучугур на Таманском полуострове, а также близ станицы Некрасовской у устья Лабы. Остатки лосей на Тамани залегают вместе с остатками южного слона Archidiscodon meridionalis Nesti позднего типа, гигантских Megaloceros и других, мелких, оленей, а также остатками антилоп Taurotragus sp., Tragelaphus sp., буйволов Bubalus sp. и т. п. Эта изучаемая нами фауна отражает ландшафт саванны в области западного Предкавказья и Азова в позднеапшеронский — нижнебакинский век и показывает, что происхождение лося, так же как и мамонта, ведет начало не из северных частей Палеарктики, а из южных.

После большого перерыва во времени остатки лосей — уже вполне современного типа — становятся известными в среднеплейстоценовой — «миндельрисской» фауне Южно-Русской равнины — в Поволжье, на Дону и на среднем и нижнем Урале.

Известно, что лоси добывались палеолитическими охотниками в западном Закавказье с верхнего мустье до неолита (Громова, 1948). В среднем плейстоцене в восточном Закавказье лосей не было (Верещагин, 1949 а). Следовательно, из палеонтологических фактов можно сделать и такой вы-

вод, что лось современного, северного, типа вторично проник к югу в конце среднего плейстоцена. Во всяком случае, верхний плейстоцен он пережил на Кавказе, наряду с оленем, зубром, сайгой. В голоцене — послеледниковье остатки лося найдены на Кавказском перешейке в ряде мест.

А. А. Садовский (Тбилиси) любезно сообщил мне, что он видел в 1937 г. нижнюю челюсть лося среди остатков оленей, косуль и домашних животных из раскопок кургана Наохваму (древнегреческие слои) в болотистой Колхиде. В настоящее время установлено, что еще в средневековье

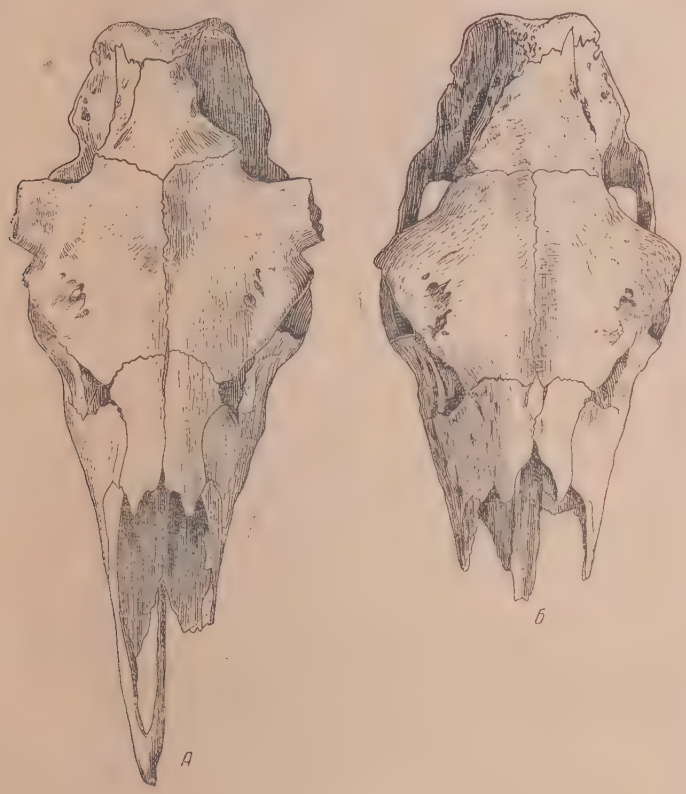


Рис. 1. Черепа лосей из пещеры Дигоризед в ущелье Уруха (рис. Н. К. Верещагина)

А — самец № 2—23615, *Б* — самка № 7—23620

лоси были весьма многочисленны по всей пойме нижнего Дона. Так, остатки лося встречаются здесь в хазарских городищах VIII—X вв. и особенно часты в кухонных отбросах крепости Саркел (Белая Вежа) близ Цимлянской с IX по XIII в.[1] С XVI по XIX в. единичные черепа лосей собирались осетинами в капищах центрального участка Северного Кавказа по ущельям Уруха, Ардона, Черека (Верещагин, 1949).

Жан де Люк (1626, русск. пер. 1879) обнаружил лосей в начале XVII в. в Черкесии. В 1800 г. Е. Кларк (Clarke, 1810) наблюдал молодых лосей у Красподара. Подтверждением этих сообщений стала теперь недавняя находка рога лося со слабо развитой «лопатой» близ станицы Отрадной в галечнике р. Урупа. Рог хранится в Краснодарском музее (инв. № $^{278}/_{3789}$); поверхность его выветренна, но внутри он совсем свежий.

---

[1] Материалы автора по остеологической лаборатории ЗИН АН СССР.

В предыдущем сообщении (Верещагин, 1949) было указано, что кавказский лось, известный по черепам из капища-пещеры Дигоризед в ущелье Уруха, заметно отличался от северной расы из области восточной Прибалтики.

Получение новых коллекционных материалов из южных частей современного ареала лося — черепов из Поволжья, с Самарской луки, и субфоссильных обломков черепов, зубов и рогов из Саркела — позволяет дать уточнение диагноза кавказской формы.

Кавказский лось (Alces alces caucasicus N. Ver. subsp. n.)

Мелкая форма с ярко выраженными черепными признаками европейских лосей. Абсолютные промеры: общая длина черепа самца — 538 мм (1 экз.), длина верхнего зубного ряда: самца — 136—138 мм (2 экз.), самки — 138 мм (132—145 мм, 4 экз.).

Рис. 2. Места находок остатков лосей и восстановленный ареал лося в голоцене на Кавказском перешейке (составил Н. К. Верещагин, 1951)

Лицевая часть в ростральной области по сравнению с более северными расами сильно сужена. Индекс ширины носовых костей спереди к ширине их сзади у самцов — 76% (73,0—78,0%), у самок — 74,2% (65,7—77,8%) и к ширине в скулах (в области M^1), у самцов — 42,8% (42,6—43,0%), у самок — 38,3% (37,0—38,9%). Коренные весьма брахиодонтны с усложненной клиновидными складками лабиальной поверхностью Pm^3 и Pm^4. Лабиальная поверхность M^3 с выраженной карманообразной складкой. Рога, судя по находкам в Закубанье и Придонье, с очень слабо развитой «лопатой». Тип — осевой череп № 2—23615 ♂ и такой же череп № 7 — 23620 ♀. Кроме того, пять паратипов (рис. 1).

Место хранения типов — ЗИН АН СССР, Ленинград, и двух паратипов — Пединститут, Дзауджикау.

Географическое распространение в голоцене — леса предгорных наклонных равнин Северного Кавказа, тугайные леса и камыши Кубани и Терека, низовья Дона и, вероятно, Колхидская низменность. В этих районах лось существовал вплоть до XIX столетия, а на Кубани, быть может, и несколько позднее. Уничтожение человеком пойменных лесов по Дону и Волге, а также освоение южнорусских степей и истребительная охота повели к отрыву кавказской части обширного ареала лося по крайней мере уже в XVII в. Вымирание и истребление кавказской популяции лосей произошло в условиях интенсивного освоения страны человеком, прервав процесс морфо-физиологической дивергенции (рис. 2).

При упорядочении горнолесного и охотничьего хозяйства на западном Кавказе, особенно при прекращении браконьерства, может быть поднят вопрос о новом, искусственном, поселении здесь лосей, взятых, например, из поймы средней Волги или из Татарии. Нужно учитывать, однако, что предгорные лесистые низменности — в Закубанье, Колхидс — ныне весьма интенсивно освоены под разные культуры, а в дальнейшем благоприятных для жизни лосей участков будет и еще меньше. Тем не менее лось, вероятно, сможет обитать в обширных еще лесах нижнего пояса в бассейне Афипса, Псекупса и других речек западного Кавказа.

Литература

Верещагин Н. К. 1948. Лось Alces sp. как недавно вымершее на Кавказе животное, Докл. АН Азербайджанск. ССР, IV, 3.— 1949. К истории и систематическому положению лося (Mammalia, Ungulata) на Кавказе, ДАН СССР, LXVI, 3.— 1949а. Плейстоценовые реликты Кабристана и Апшеронского полуострова, Бюлл. МОИП, отд. биол., LIV (4).

Верещагин Н. К. и Громов И. М., 1952. К истории фауны позвоночных района нижнего течения реки Урал, Тр. ЗИН АН СССР, IX.

Громов В. И., 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (Млекопитающие, палеолит), Тр. Ин-та геол. наук, 64, геол. серия, 17.

Громова В. И., 1948. К истории фауны Кавказа, Изв. АН СССР, биол. серия, 5.

Люк Жан, 1879. Описание перекопских и ногайских татар, черкесов, мингрелов и грузин Жана де Люка, монаха Доминиканского ордена (1625), Зап. Имп. Одесск. об-ва истории и древностей, IX (пер. П. Юрченко).

Флеров К. К., 1934. О географическом распространении и систематике лосей, ДАН СССР, т. II, № 2.

Clarke E. D., 1810. Travels in various countries of Europe, Asia and Africa. I. Russia, Tartary and Turkey, London.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

О ПОЕЗДКЕ В ЧЕХОСЛОВАЦКУЮ РЕСПУБЛИКУ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ, Н. Г. ОЛСУФЬЕВ, В. В. АНАНЬИН

В г. Братиславе (Чехословакия) с 2 по 4 ноября 1954 г. состоялась научная конференция по изучению природных очагов болезней человека и домашних животных. Эта конференция, в которой мы приняли участие, была созвана Чехословацкой и Словацкой академиями наук.

Среди ученых в странах народной демократии чехословацкие ученые первыми оценили и стали творчески развивать учение акад. Е. Н. Павловского о природной очаговости болезней человека и животных. Представители чехословацкой науки имели возможность ознакомиться с этим учением из доклада чл.-корр. АМН СССР проф. П. А. Петрищевой, сделанного ею в 1950 г. в Праге на конгрессе микробиологов, а также из советской научной литературы, в большом количестве поступающей в Чехословакию из СССР.

Учение о природной очаговости болезней весьма заинтересовало чехословацких ученых. В Биологическом институте Чехословацкой Академии наук, руководимом акад. И. Малеком, было организовано отделение по изучению природной очаговости болезней, которое возглавил молодой талантливый чешский ученый д-р Б. Росицкий (лауреат государственной премии). По этой же проблеме были начаты исследования Институтом эпидемиологии и микробиологии Министерства здравоохранения ЧСР в г. Праге (директор института — доц. К. Рашка), затем Институтом вирусологии Чехословацкой Академии наук в г. Братиславе (директор института — акад. Д. Блашкович), кафедрой зоологии Сельскохозяйственного института в г. Брно, возглавляемой проф. И. Кратохвилом, и другими учреждениями. Работа велась комплексно, с участием эпидемиологов, микробиологов, паразитологов, зоологов и других специалистов и осуществлялась в экспедициях, с привлечением сотрудников местных практических учреждений.

За 4 года было добыто много материала, собранного по методам наших советских экспедиций.

Задачей конференции в Братиславе было подведение итогов проделанной за эти годы работы. Заседания конференции происходили в обширном зале недавно выстроенного здания философского факультета Братиславского университета. В ней участвовало более 350 человек; в том числе, наряду с медицинскими и ветеринарными работниками, на конференции были широко представлены зоологи и паразитологи.

Всего на конференции был заслушан 21 доклад; 16 докладов чехословацких ученых и пять докладов нашей делегации.

После приветственного слова акад. И. Малека, открывшего конференцию, большой вступительный доклад был сделан акад. Е. Н. Павловским, изложившим теоретические основы своего учения, а также историю его возникновения и развития.

Характерно, что ведущие доклады обобщающего характера были сделаны на конференции биологами. Так, д-р Б. Росицкий доложил о задачах

чехословацкой паразитологии в изучении природных очагов трансмиссивных болезней. Вместе со своими учениками он боролся против ошибочного мнения о том, что в такой культурной и издавна заселенной людьми стране, как Чехословакия, не существует природных очагов болезней в смысле учения акад. Е. Н. Павловского. Очевидно, скептики понимали природу как что-то не тронутое человеком, не считаясь с тем, что природа не исчезает из «окультуренных» мест, а так или иначе видоизменяется; в связи с этим могут изменяться условия существования природных очагов болезней и создаваться новые очаги.

Д-ру Б. Росицкому оказал поддержку акад. Д. Блашкович, начавший изучение клещевого энцефалита в Восточной Словакии, где были обнаружены природные очаги этой болезни, и энцефаломиелита. Изучение фауны иксодовых клещей привело в настоящее время к выявлению 14 видов: Ixodes ricinus, I. apronophorus, I. laguri, I. trianguliceps, I. frontalis, I. crenulatus, I. arboricola, I. vespertilionis, I. vulpicola, Dermacentor pictus, D. marginatus, Haemaphysalis punctata, H. concinna и H. inermis. Недавно обнаружен также Argas persicus. Исследовались численность наиболее распространенных на пастбищах видов клещей, их сезонная активность и другие стороны экологии. Была разработана типизация биотопов клещей для целей эпидемиологии и эпизоотологии. Докладчик выполнил также большую работу по выяснению фауны блох, приступил к изучению видового состава комаров и т. д. Доклад д-ра Б. Росицкого явился общей сводкой его исследований и исследований коллектива работников, которые выступили на конференции со специальными докладами.

Проф. И. Кратохвил изложил задачи чехословацкой зоологии при изучении природных очагов болезней человека и домашних животных. Фауна мелких млекопитающих достаточно разнообразна — одних лишь грызунов на территории Чехословакии насчитывается 30 видов; однако выявление ее еще не закончено, на что указывает обнаружение за последние годы новых для науки видов грызунов (Apodemus microps, Pitymys tatricus). При изучении природных очагов болезней зоологи обращали основное внимание на типизацию биотопов по населяющим их видам мелких млекопитающих — носителей тех или иных патогенных микробов, а также на изучение экологии этих носителей. Уделялось также внимание изучению птиц как носителей некоторых болезней и как хозяев-прокормителей иксодовых клещей.

Эти эколого-фаунистические работы явились важной основой для паразитологических, вирусологических и бактериологических исследований.

Попутно заметим, что территория Чехословакии, несмотря на давность освоения ее земледельческой культурой и высокую плотность людского населения, изобилует дичью, что связано с тщательной охраной лесов (которых довольно много в стране) и соблюдением правил охоты. В Чехословакии ежегодно отстреливается до 40 тыс. косуль, от 4 до 6 тыс. оленей, до 1 млн. зайцев и т. д. без нанесения ущерба основному поголовью этих животных. Однако обилие в лесах крупных животных, несомненно, способствует размножению здесь некоторых видов клещей, являющихся переносчиками ряда болезней.

Вопросу изучения иксодовых клещей при пастбищном содержании крупного рогатого скота был посвящен доклад О. Мачички (Братислава). Автор типизировал пастбища на основе распределения клещей и характера биотопов ландшафтов. При этом было учтено влияние хозяйственной деятельности человека и было выяснено, что отдельные неправильные хозяйственные действия могут создавать условия, весьма благоприятные для заселения пастбищ клещами. Докладчик изложил мероприятия по охране пастбищ от заселения их клещами.

На конференции был сделан ряд докладов, касающихся изучения природных очагов отдельных инфекций — клещевого энцефалита, лимфоцитарного хориоменингита, лошадиного энцефалита, лептоспирозов, туляре-

мии, лихорадки Ку и некоторых других. Большинство перечисленных болезней было обнаружено на территории Чехословакии лишь в самые последние годы, но занимавшиеся ими специалисты (К. Рашка, Д. Блашкович, Е. Либикова, Р. Бенда, Э. Кметы и др.) добились значительных успехов в их изучении. Для вируса клещевого энцефалита, переносчиком которого в Чехословакии является в основном клещ Ixodes ricinus, выявлены в природе такие носители, как землеройки (Sorex) и рыжая полевка (Clethrionomys glareolus). От мелких диких млекопитающих неоднократно выделялись различные типы лептоспир, например от обыкновенной полевки — Leptospira grippotyphosa, от желтогорлой мыши — L. australis, L. sejro, от восточного ежа — L. australis, от серой крысы — L. icterohaemorrhagiae и т. д. Носителями туляремии чаще всего являлись зайцы-русаки, но недавно инфекция была обнаружена у рыжих полевок, ондатр, обыкновенных полевок, а также у клещей Ixodes ricinus и Dermacentor pictus.

Интересны данные по лихорадке Ку, изложенные в нескольких докладах. Эта инфекция была обнаружена не только у известных в литературе носителей — у крупного рогатого скота, овец, коз, собак, лошадей, голубей, воробьев, но и у ласточек (Hirundo rustica, Delichon urbica), садовых горихвосток (Phoenicurus phoenicurus), обыкновенной овсянки (Emberiza citrinella), белой трясогузки (Motacilla alba), дрозда (Turdus philomelos), а также у кур, мышевидных грызунов, лисиц, косуль и оленей. Один штамм возбудителя лихорадки Ку был выделен из снятых с ласточек кровососущих мух из семейства Hippoboscidae,— вероятно, Stenopteryx[1].

Интересные данные о зайцах-русаках как носителях бруцеллеза были сообщены в докладе Ф. Нижнянского (Братислава, Ветеринарный научно-исследовательский институт). Бруцеллез у зайцев был обнаружен в Словакии в семи областях, семи районах и девяти охотничьих хозяйствах. Выделенные культуры возбудителя принадлежали варианту suis, причем в отдельных случаях больные зайцы были обнаружены в районах, свободных от бруцеллеза у домашних животных. Докладчик высказал также мнение о наличии природных очагов бешенства.

Заслуживает внимания доклад О. Гавлика (Прага) о протозойных заболеваниях — токсоплазмозе (возбудитель — Toxoplasma gondii) и пневмоцистозе (возбудитель — Pneumocystis carinii). Оба заболевания недавно обнаружены в Чехословакии у людей. Имеются данные о том, что существуют природные резервуары инфекции. В частности, токсоплазмоз известен у обыкновенной полевки, зайца, белки, европейского суслика, глухаря и куропатки. Пневмоцистоз — новое, мало изученное заболевание грудных детей; сопровождается высокой летальностью.

На конференции были также прочитаны два доклада по гельминтозам: Б. Рышавы и Б. Эргардова (Прага) сообщили о резервуарах глистных заболеваний хозяйственных животных в природе, а В. Дык (Брно) доложил результаты своих многолетних исследований природных очагов паразитарных заболеваний полезных видов рыб (вопрос весьма актуальный для Чехословакии с ее крупным прудовым хозяйством).

В. Валента (Братислава) сообщил о природных очагах вирусных болезней культурных растений, в частности о наиболее важной болезни — столбуре пасленовых.

Нашей делегацией, помимо упоминавшегося выше вводного доклада акад. Е. Н. Павловского, были сделаны доклады о природной очаговости лептоспироза (В. В. Апаньин), туляремии, эризипелоида и листереллеза (Н. Г. Олсуфьев) и, наконец, о межвидовых и внутривидовых соотношениях паразитоценозов организма хозяина (акад. Е. Н. Павловский).

---

[1] В докладах эти мухи неправильно были названы Crataerina. Последние паразитируют, как известно, на стрижах, а не на ласточках. На эту ошибку указывали в прениях.

В заключительном слове акад. Е. Н. Павловский дал краткий анализ весьма интенсивного развития учения о природной очаговости болезней применительно к территории Чехословакии, установки в разработке спорных вопросов и осветил дальнейшие задачи исследований.

Итоги конференции подвел акад. Д. Блашкович. Он подчеркнул, что многое надо разрабатывать и дальше, и поблагодарил советских ученых за помощь в работе.

В целом конференция прошла на высоком теоретическом уровне, заслушанные доклады были весьма содержательными и вызвали оживленные прения.

Наша делегация, благодаря конференции, имела возможность за короткий срок ознакомиться с имеющимися в Чехословакии основными достижениями по изучению природных очагов болезней человека и домашних животных и поделиться данными советских исследований.

Участникам конференции были продемонстрированы научные фильмы: по клещевому энцефалиту — акад. Е. Н. Павловского и по лихорадке Ку — доц. К. Рашки.

После окончания конференции советская делегация посетила ряд научных институтов и лабораторий в Братиславе, Брно и Праге, получив, таким образом, возможность ознакомиться с условиями работы чехословацких ученых, а также с их достижениями в области изучения и борьбы с различными инфекционными болезнями. Мы побывали в Биологическом институте Чехословацкой Академии наук в Праге, где осуществляется координация всех исследовательских работ по природной очаговости болезней, затем имели возможность ознакомиться с замечательным музеем на кафедре зоологии Сельскохозяйственного института в Брно (заведующий кафедрой — проф. И. Кратохвил) и т. д.

Вокруг ученых старшего поколения мы всюду видели молодежь, недавно пришедшую в научно-исследовательские институты и лаборатории и с большим энтузиазмом занимающуюся наукой.

Чехословацкие ученые с огромным вниманием и уважением относятся к советской науке и стремятся творчески использовать наши достижения. В Чехословакии издается на чешском языке журнал «Советская наука», выходящий по различным специальностям (биология, медицина, педагогика и т. д.). Ежегодно по каждой отрасли знания печатается шесть номеров. В этом журнале перепечатываются оригинальные статьи советских ученых, рефераты, обзорные статьи и т. д., что позволяет чехословацким специалистам быть в курсе новейших достижений нашей науки. Научный персонал в институтах изучает русский язык, что делает возможным знакомство с советской литературой в подлинниках. Советская научная литература в большом количестве поступает в книжные магазины Чехословакии и научные библиотеки институтов.

В Чехословакии издается несколько научных журналов, печатающих статьи по зоологии и паразитологии, в том числе «Зоологический и энтомологический журнал», «Биологический журнал» и некоторые другие. Статьи снабжены резюме на русском языке, что делает их более доступными советскому читателю.

Несмотря на краткость пребывания в Чехословакии (всего 10 дней), нам была предоставлена возможность ознакомиться с историей и культурой чехословацкого народа. Мы побывали в замке Карла IV, осмотрели Пражский кремль и другие места, имеющие историческое значение. Незабываемы впечатления от осмотра подземных карстовых пещер «Мацоха» в Моравии, а также памятника павшим воинам на полях Аустерлица (ныне Славкова). Весьма интересна встреча с археологами, открывшими крупнейшую в Европе стоянку доисторического человека (между Братиславой и Брно). На этой стоянке, помимо ценных археологических находок, добыто множество остатков костей мамонта, северного оленя и других животных, служивших пищей ее обитателям.

Приемом нашей делегации в Праге руководил акад. И. Малек. Мы были приняты Президентом Чехословацкой Академии наук акад. З. Неедлы. Акад. Е. Н. Павловский посетил акад. Ф. Студничку, с трудами которого он был знаком со времен своих студенческих работ.

Ученые Чехословакии, с которыми нам приходилось беседовать, единодушно отмечали плодотворность обмена научным опытом с учеными Советского Союза и говорили о необходимости его расширения, в частности о желательности более гарантийного обмена научной литературой.

Мы выехали на Родину, унося самые лучшие воспоминания об исключительно теплом, сердечном приеме и внимании, проявленном к нам, членам советской делегации, со стороны руководства Чехословацкой и Словацкой академий наук в лице академиков И. Малека и Д. Блашковича, профессоров И. Кратохвила и О. Йровца, доцента К. Рашки, научных сотрудников Б. Росицкого, Б. Рышавы, И. Грулиха, О. Мачички и многих других товарищей в течение всего времени нашего пребывания в Чехословакии.

Необходимо всемерно крепить действенную дружбу советских ученых с близкими нам народами Чехословакии, их учеными и молодыми научными кадрами.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 2

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

К ВОПРОСУ О ПЕРЕЗИМОВКЕ КЛЕЩЕЙ IXODES RICINUS L. В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

П. К. КУЗНЕЦОВ

Кафедра общей биологии Воронежского государственного медицинского института

В одном из пунктов решения VII совещания по паразитологическим проблемам, проведенного Зоологическим институтом АН СССР 23 февраля — 3 марта 1952 г., отмечается необходимость дальнейшего выяснения биологического цикла развития клеща I. ricinus (Павловский, 1952).

В литературе до последнего времени недостаточно ясно и полно освещен вопрос о перезимовке этого клеща в природных условиях. Особенно это относится к перезимовке яиц и сытых самок. В работах некоторых авторов (Померанцев, 1935; Алфеев, 1947) говорится о перезимовке отдельных стадий, но в большинстве случаев этот вопрос решается предположительно. Более конкретно освещен вопрос о перезимовке активных стадий клеща I. ricinus в недавно вышедшей работе Г. В. Сердюковой (1952).

Нами были проведены опыты и наблюдения по выявлению способности к перезимовке в природных условиях отдельных стадий клеща I. ricinus в период 1949—1952 гг. Зиму 1949/50 г. хорошо пережили оставленные в природе яйца и голодные личинки клеща. Осенью 1950 г. были оставлены на зиму в природе все стадии клеща: яйца (шесть кладок), голодные личинки (от шести кладок), сытые личинки (70 экз.), голодные нимфы (50 экз.), сытые нимфы (10 экз.), голодные имаго (15 экз.) и сытые самки (5 экз.).

Местом закладки опытов было верховье сухой балки в лесу в районе Воронежского лесохозяйственного института. Клещи содержались в лесной подстилке, толщина которой была около 5—10 см. Большая часть клещей были помещена в пакетики из шелкового мельничного газа, а часть — в пробирки, закрытые ватной пробкой.

Метеорологические условия более холодных месяцев зимы 1950/51 г., т. е. декабря 1950 г. и января и февраля 1951 г., по данным ближайшей метеорологической станции, были следующие: абсолютная минимальная наземная температура колебалась в пределах от —12,2 до —32,7°; средняя наземная температура — в пределах от —5,6 до —17,9°; температура почвы на глубине 2 см — в пределах от —3,7 до 5,2°. Снеговой покров достигал 56 см глубины, он держался со второй декады ноября по третью декаду марта (около 120 дней).

Весной 1951 г. при осмотре оставленных на зиму клещей оказалось следующее. Яйца перезимовали все, и в дальнейшем из перезимовавших яиц вышли личинки (вторая декада июля). Личинки перезимовали все, как голодные, так и напившиеся. Из последних вышли нимфы (третья декада июля — первая декада августа). Дальнейшими наблюдениями уста-

новлено, что часть голодных личинок, перезимовавших эту (1950/51 г.) зиму, сохранилась в природе и после следующей зимы (1951/52 г.) и, таким образом, перезимовала два раза. Нимфы также сохранились и голодные и сытые. Последние превратились в имаго в конце июля — в начале августа этого же года. Из сытых самок сохранились две, которые отложили яйца в третьей декаде мая, и из яиц вышли личинки (вторая декада июля). Из голодных имаго выжили три клеща, содержавшиеся в пакетиках. В пробирках все имаго погибли.

Выводы

1. В природных условиях Воронежской области могут перезимовывать все стадии клеща I. ricinus как в голодном состоянии, так и в состоянии насыщения.

2. Наиболее легко переносят зиму личинки, которые, по нашим наблюдениям, могут перезимовывать два раза.

3. Превращение сытых перезимовавших стадий клеща в следующие по ходу развития стадии происходит почти одновременно с превращением соответствующих стадий, питавшихся весной этого же сезона.

4. Лучшим и в то же время простым способом содержания клещей в природе оказалось содержание в пакетиках из шелкового мельничного газа, в которых клещи почти все сохранились.

5. При проведении противоклещевых мероприятий следует принимать во внимание полученные данные о перезимовке, указывающие на необходимость более длительного воздействия или повторных воздействий на клеща I. ricinus в его биотопах.

Литература

Алфеев Н. И., 1947. Затяжной цикл развития клещей I. ricinus в природных условиях Ленинградской области, Ветеринария, № 7.

Павловский Е. Н., 1952. Основные результаты VII совещания по паразитологическим проблемам, созванного Зоологическим институтом Академии наук СССР 26.II—3.III. 1952 г., Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5.

Померанцев Б. И., 1935. К вопросу о происхождении клещевых очагов Ленинградской области, Вредители животноводства, Изд-во АН СССР.

Сердюкова Г. В., 1952. Новые данные о развитии личинок и нимф I. ricinus L. в природных условиях, ДАН СССР, т. LXXXIII, № 5.

ОСЕДАНИЕ СИБИРСКОГО ЩЕГЛА НА ГНЕЗДОВЬЕ В АЛМА-АТЕ

П. Я. ДЕРЕВЯГИН

Алма-атинская семилетняя школа № 2

Сибирский щегол (Carduelis carduelis major Tacz.) распространен по Сибири, начиная от Урала. К северу на гнездовье он доходит до Тюмени и Томска, а к востоку — до Центрального Алтая, Красноярска и Ачинска. Ежегодно на зимовках сибирский щегол наблюдался в большом количестве в окрестностях Алма-Аты. Обычно он прилетал сюда в первой декаде ноября, а весной в первой декаде марта отлетал в гнездовые области.

С 1936 г., когда я начал вести наблюдения в окрестностях Алма-Аты, до 1953 г. мне ни разу не пришлось наблюдать сибирских щеглов, оставшихся на гнездовье в окрестностях города.

8 июня 1953 г. я видел в Алма-Ате двух сибирских щеглов. 9 июня — еще двух, а 10 июня наблюдал, как два сибирских щегла слетели с дерева

и сели на землю возле небольшой лужицы. Все щеглы вели себя как гнездящиеся здесь птицы — они разбились на пары. 1 июля мной был добыт самец сибирского щегла (хранится в коллекции автора).

Наконец, 7 июля 1953 г. на деревьях я увидел только что слетевших с гнезда трех птенцов сибирского щегла, около которых были две старые птицы, а 8 июля наблюдал пять молодых птиц и одну, видимо, старую самку. Все эти наблюдения говорят о том, что сибирские щеглы гнездились в Алма-Ате.

Причиной оседания сибирского щегла является довольно прохладная весна в Алма-Ате в 1953 г. До 29 июня было не больше 10 теплых дней.

За последнее двадцатилетие это второй случай оседания северных птиц в окрестностях Алма-Ата. В 1936 г. В. Н. Шнитников («Птицы Семиречья», М., 1949) писал, что вальдшнеп остался на гнездовье в Семиречье в связи с вынужденным запозданием отлета в области гнездовья вследствие затянувшихся похолоданий. В 1940, 1941 и 1946 гг. мной вальдшнепы также наблюдались на гнездовье в Малом Алма-Атинском ущелье в смешанном еловом лесу, что подтверждает мысль В. Н. Шнитникова. Часто мной добывался вальдшнеп зимой в предгорьях в непосредственной близости от Алма-Аты. Это обстоятельство указывает на зимовки вальдшнепа в окрестностях города.

МЫШЕВИДНЫЕ ГРЫЗУНЫ И ИСКУССТВЕННЫЕ ГНЕЗДОВЬЯ ДЛЯ ПТИЦ

Г. Н. ЛИХАЧЕВ

Приокско-террасный государственный заповедник

Привлечение на гнездование насекомоядных птиц в искусственные гнездовья все шире и шире внедряется в практику лесного хозяйства. Однако наблюдения показывают, что при вывешивании в лесу дуплянок или дощатых гнездовий мы привлекаем в них не только насекомоядных птиц, но и других обитателей дупел — орешниковую и лесную соню, мышевидных грызунов. Для нахождения размещенных в лесу гнездовий как соням, так и мышевидным грызунам требуется некоторое время. Поэтому в 1-й год после вывешивания гнездовья слабо заселяются сонями и мышами. Но в последующие годы находки в дуплянках грызунов становятся обычным явлением.

Наши наблюдения проходили на территории бывш. заповедника «Тульские Засеки». Весной 1949 и 1950 гг. в разных возрастных группах широколиственного леса было размещено 214, в 1951 г.— 496 искусственных гнездовий. Гнездовья вывешивались на высоте 2—3,5 м от земли.

Дощатые ящичные гнездовья в наибольшем числе заселялись желтогорлой мышью (Apodemus flavicollis). Наиболее типичная стация обитания этой мыши в тульских дубравах — это старый лес в возрасте 200—250 лет. В 1949—1952 гг. численность желтогорлой мыши в этом лесу непрерывно возрастала, однако не достигла больших размеров и даже в 1951 г. не превышала средней осенней численности этого вида для лесного массива Тульских Засек.

Осенью 1949 г. мы два раза нашли желтогорлую мышь в искусственных гнездовьях. В 1950 г. уже летом были отмечены отдельные встречи желтогорлой мыши и лесной рыжей полевки (Clethrionomys glareolus). К осени эти случаи участились: почти при каждой проверке искусственных гнездовий мы находили одно или два из них занятыми мышевидными грызунами.

Ранней весной 1951 г., при первой проверке гнездовий, мы нашли зимние склады пищи желтогорлой мыши — обычно семена липы и лишь частично ореха. Часть запасов была погрызена, в других же — семена липы были целыми. Летом 1951 г. заселение искусственных гнездовий мышевидными грызунами значительно увеличилось. Особенно часто встречалась желтогорлая мышь, начиная со второй половины августа и в сентябре. В это время в отдельных гнездовьях иногда попадались сразу по пять-семь молодых мышей. Встречи рыжей полевки были менее часты и по преимуществу в низко развешанных гнездовьях. В августе мы нашли в одной из дуплянок в вполне оформленном для выводка гнезде беременную самку желтогорлой мыши. При проверке дуплянки через 3 дня самка вновь была обнаружена; еще через 3 дня мы нашли самку и только что рожденных мышат.

Начиная с конца августа в некоторых гнездовьях стали встречаться склады ореха, сделанные желтогорлой мышью. Часть из них к сентябрю оказалась съеденной, но часть осталась целой до конца октября; более поздно гнездовья не просматривались.

В мае 1952 г. при просмотре около 300 гнездовий примерно в 5—6% их мы обнаружили склады пищи желтогорлой мыши — почти исключительно семена липы. Эти запасы были сделаны мышами после октября, зимою, во время опада семян липы. Кроме того, в четырех гнездовьях, развешанных на высоте 2 м от земли, были найдены самки рыжей полевки с выводками, а также обнаружено свыше 10 гнездовий, заселенных одиночными особями желтогорлой мыши.

При просмотре гнездовий в августе 1952 г. мы учитывали только случаи нахождения самих зверьков, а не их пустых гнезд. Обычно в дуплянке находилось одновременно несколько мышей, реже встречались одиночки; два раза были обнаружены выводки желтогорлой мыши. В наибольшем числе желтогорлой мышью были заселены гнездовья, выставленные в лесу в возрасте 15—30 (29,2%) и 8—15 (10,2%) лет, т. е. там, где в природе имеется наименьшее количество естественных дупел.

Е. М. Спигиревская (1952) считает, что в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности (бывш. Куйбышевский заповедник) дупла для желтогорлой мыши имеют второстепенное значение, главным образом — в годы большой численности зверьков, и не служат местом размножения.

В Тульских Засеках желтогорлая мышь размножается в искусственных гнездовьях. Большая занятость гнездовий в более молодых возрастных группах леса, где естественных дупел недостаточно, подтверждает наш взгляд, что желтогорлая мышь не случайно, а систематически нуждается в дуплах не только для дневки, но и для хранения запасов пищи как осенью, так и зимой. Наши наблюдения проходили в годы низкой (1949—1950 гг.) или средней (1951—1952 гг.) численности желтогорлой мыши и поэтому нельзя говорить, что в Тульских Засеках эта мышь заселяет дупла в значительном числе только в годы большой численности.

В ряде лесничеств вывешивается большое количество искусственных гнездовий для привлечения мелких насекомоядных птиц; обычно после их вывешивания в лес какого-либо ухода за ними не ведется. По нашим данным, если не чистить дуплянок в весеннее время года, ежегодно около 10% их, занятых старыми гнездами или запасами пищи мышевидных грызунов, делаются мало пригодными для гнездования мелких птиц (мухоловки-пеструшки, большой синицы), так как эти птицы не очищают дупел перед гнездованием. Вывешивая же искусственные гнездовья, мы даже в годы средней численности желтогорлой мыши создаем особо благоприятные условия для ее обитания (преимущественно осенью), причем особенно в тех стациях, где она испытывает нехватку в естественных дуплах. Из этого следует, что в районах, где желтогорлой мыши много, необходимо сразу после гнездового периода (август) закрывать летки искусст-

венных дуплянок деревянными пробками или железными заслонками. Можно также в осеннее время года, после гнездового периода, использовать искусственные гнездовья для раскладывания в них отравленных приманок по методу, предложенному П. А. Свириденко (1951) для искусственных нор.

Литература

Лихачев Г. Н., 1950. О борьбе с мышевидными грызунами, Лесное хоз-во, № 6.

Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР.

Свириденко П. А., 1945. Роль деятельности человека в накоплении и ограничении численности лесных мышевидных грызунов, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 6.— 1951. Значение грызунов в проблеме лесоразведения и защита от них питомников и полезащитных лесных полос, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. VI.— 1951а. Размножение и колебание численности желтогорлой мыши, там же.

Снигиревская Е. М., 1952. Роющая деятельность и убежища желтогорлой мыши, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5.

РЕЦЕНЗИИ

BATORLIGET ÉLŐVILAGA (ЗАПОВЕДНИК БАТОРЛИГЕТ). Ред. Вильмос Секешши (Székessy Vilmos), Академ. изд., Будапешт, 1953, 486 стр.

Баторлигет — небольшой заповедник в северо-восточной Венгрии близ общины Ниирбатор (Nyírbátor). Его площадь около 100 моргенов. Это последний остаток некогда бывшей здесь области болот, еще в начале столетия почти не заселенной человеком, и последнее убежище флоры и фауны ландшафта, широко распространенного в предисторическое время на Большой Венгерской равнине.

Венгерские ботаники еще в начале столетия отметили этот район, откуда им удалось добыть ряд субальпийских растений — реликтов послеледникового периода. В дальнейшем этим районом заинтересовались зоологи.

В 1948—1952 гг. зоологи Венгерской Академии наук планомерно изучали фауну заповедника; в результате работы и была опубликована рецензируемая книга.

Исследование фауны заповедника и его окрестностей показало, что фауна его очень богата: здесь были зарегистрированы 4672 формы животных. Они распределялись следующим образом: жгутиковые — 63, корненожки — 22, солнечники — 2, ресничатые инфузории — 48, коловратки — 152, гастотрихи — 17, ресничатые черви — 4, круглые черви — 51, скребни — 1, малощетинковые черви — 3, пиявки — 1, ракообразные — 46, гидрокарины — 21, равноногие — 1, губоногие — 14, кивсяки — 17, щетинконогие — 1, хвостоножки — 13, стрекозы — 21, прямокрылые — 40, жестокрылые — 1744, чешуекрылые — 838, полужесткокрылые — 191, сенокосцы — 5, паукообразные — 160, моллюски — 122, рыбы — 3, амфибии — 9, змеи — 7, птицы — 70, млекопитающие — 15 (+15) форм. Среди этих форм 197 оказались новыми для фауны Венгрии, а 42 — новыми для науки вообще. В то же время выяснилась бедность этой фауны по сравнению с фауной других мест.

Анализ фауны показал, что в ней богато представлены элементы горные, лесные понтические и средиземноморские. Здесь обитает также ряд субальпийских видов, ведущих свое происхождение от ледникового времени. Все эпохи, начиная с третичного времени, оставили здесь свои следы. Третичных элементов сохранилось сравнительно мало, но среди них следует назвать жуков Nomius pygmaeus и Agrilus guerini, а также паука Cyclosa oculata. 72 вида жуков принадлежат к горным видам. Число ледниковых и послеледниковых реликтов значительно: 17 видов гастотрих, один вид равноногого, шесть — губоногих, два вида кивсяков, один вид хвостоножек, один — щетинкохвостых, два вида стрекоз, по одному виду сетчатокрылых, двукрылых и ручейников, два вида бабочек, 13 видов паукообразных, два вида моллюсков и т. д.; особую группу среди них занимают виды с бореально-альпийским типом распространения, например, три вида пауков из родов Tiso, Troxochrus, Taranucus. Особый интерес представляют виды, связанные со сфагновыми болотами; наиболее характерны из них жук Stenus kiesenwetteri, корненожка Arcella gibbosa, гастотриха Ichthydium forcipatum.

Очень значительно количество чисто степных и лесостепных видов. Типично степных видов жуков 13, из них, например, Carabus hungaricus, Lebia humeralis; среди типичных лесостепных видов — Cicindela hybrida, Masoreus wetterhal и др.

Собственно говоря, подобным скромным анализом и списками найденных животных и исчерпывается все содержание книги. Как авторы в составлении книги приняли участие свыше 30 человек, среди них — редактор книги и, повидимому, инициатор всей работы проф. В. Секешши, которым написано 12 статей из 46. Еще более широк круг лиц, принимавших участие в обработке материала.

Сборник открывается предисловием, в котором излагается история создания книги, перечисляются ее участники. Затем следует небольшая статья о заповеднике с приложением планов 1909, 1934 и 1951 гг., наглядно показывающих изменения, происшедшие за это время, и прежде всего процесс сокращения площади болот, приложено несколько фотографий основных станций. Далее идут краткие ботанический и геоботанический очерки; даются списки растений — от диатомовых до высших цветковых; общее число форм растений около 1260. После геоботанического очерка со стр. 61 начинается часть зоологическая. Она открывается небольшой справкой о составе фауны по группам, содержит перечень найденных здесь новых для фауны Венгрии форм, а также перечень

42 форм, новых для науки, описания которых на немецком языке даны в конце книги (стр. 464—486). Следующая статья содержит историко-зоогеографический анализ всей фауны, о котором уже говорилось ранее и который также повторен в конце книги (стр. 455—463) на немецком языке в обзорной статье редактора; из этой статьи и почерпнуты в основном все излагаемые сведения. После статьи с историко-зоогеографическим анализом следует краткий лимнологический и гидробиологический очерк и затем статьи по отдельным группам животных, составляющие основное содержание книги.

Таким образом, содержание ее сводится лишь к достаточно неглубокой фаунистике, к спискам животных, снабженным перечнем местонахождений, датами сборов и редко другими данными. Лишь единичные статьи (например, о жуках, перепончатокрылых, бабочках, моллюсках и др.) содержат в какой-то мере обобщающие зоогеографические или экологические сведения. Почти не затронуты связи между паразитами и хозяевами, паразитами и сверхпаразитами, связи между хищником и жертвой, между животными и питающими их растениями, между энтомофильными растениями и их опылителями. Нет очерка фенологических и сезонных изменений флоры и фауны, не отмечены наиболее обычные виды, нет очерка фауны вредных видов и т. д., и т. п. Все это читатель должен активно извлекать из обильного первичного и весьма добротного материала книги.

Но несмотря на то, что ряд групп (например, обитателей почвы) не затронут изучением, что по ряду других сборы поражают своей бедностью, степень изученности фауны следует признать высокой, а самое изучение — обстоятельным. Это в значительной мере следует отнести за счет того планового начала, которое и вызвало к жизни всю работу. Среди других подобным образом изученных мест палеарктической области Баторшнет займет выдающееся место. С этой точки зрения рецензируемая работа заслуживает быть особо отмеченной и может служить примером для работников заповедников, фауна и флора которых должна быть изучена в первую очередь с наибольшей полнотой, но не только в фаунистическом и флористическом отношении, а в экологических и иных взаимоотношениях.

В Советском Союзе за последние годы появилась подобного типа монография «Ущелье Кондара» (1951) — коллективная работа по флоре и фауне небольшого ущелья южного склона Гиссарского хребта, отчасти вызванная к жизни требованием сотрудников Зоологического института Академии наук СССР в Таджикистане в 1942—1945 гг. Степень изученности Кондары значительно ниже, чем Баторшнета: фауна ее, несомненно, значительно богаче. Для Кондары известно только около 1800 видов животных, многие группы совершенно не затронуты изучением, но тем не менее советская монография включает такие характерные статьи, как о растительном покрове, паразитах мышевидных грызунов, жизни в водах Кондары, календаре жизни в ущелье Кондара. В книге есть специальные разделы: хозяйственное освоение биологических ресурсов, вредители и болезни растений. Все они отчетливо показывают разницу в подходе к материалу.

Венгерская книга хорошо скомпонована и тщательно отредактирована, технически совершенна. Шрифты подобраны хорошо. Бумага удовлетворительна. Внешность книги приятна.

Е. Н. Павловский и В. В. Попов

OBENBERGER J., **ENTOMOLOGIE**, I, Praha, Přírodovědecké vydavatelství, 1952, 870 s. (Энтомология, I).

Первый изданный том «Энтомологии» основателя и руководителя энтомологического отдела Народного музея в Праге, профессора Карлова университета д-ра Я. Обенбергера посвящен, как видно из подзаголовка на титульной странице, проблемам анатомии, морфологии и эмбриологии насекомых. Круг освещаемых в книге вопросов отвечает профилю таких известных руководств, как «Основы морфологии насекомых» Р. Снодграсса или «Руководство по энтомологии» Г. Вебера и приближается к «Курсу общей энтомологии» Б. Н. Шванвича.

Появление оригинального и солидного чешского руководства по общей энтомологии нельзя не признать знаменательным событием, свидетельствующим о бурном развитии биологии в современной народно-демократической Чехословакии.

Книга начинается введением, в котором дается краткая образная характеристика насекомых как класса членистоногих и приводятся общие сведения о значении насекомых, их пользе и вреде.

Во введении дана и система насекомых, в основном по Мелландеру — Брюнеу, которую в настоящее время, особенно в свете работ советских энтомологов, нельзя признать удачной. Так, вызывает сомнение нелесообразность рассмотрения тараканов, богомолов и эмбиевых после трипсов и перед сеноедами и пухоедами (стр. 23), помещение аейродид между хермесами и настоящими тлями (стр. 24) и т. п. Однако сам автор — известный авторитет в области систематики, творчески разрабатывающий систематику жесткокрылых, — критически отмечает, что каждая новая работа часто вносит в систе-

му радикальные изменения, почему и принятую им нельзя считать совершенной. «Систематика — живая наука, и, как все в мире, она развивается и прогрессирует» (стр. 33).

В главе о покровах тела автор высказывает несколько необычное для советского читателя утверждение, что «морфология насекомых — это собственно наука о склеритах насекомых» (стр. 73). Если такой взгляд и был распространен в XIX в., то теперь для наших морфологов он звучит как анахронизм. Этого нельзя, тем не менее, сказать о содержании главы. Автор, опираясь на новые исследования, излагает самые современные представления о структуре кутикулы, о ее тончайших морфологических особенностях, о химических свойствах отдельных слоев, приводит эмпирические и структурные формулы хитина и т. д. В книге убедительно проводится мысль, что для характеристики покровов важна не степень хитинизации, а степень склеротизации, что в склеритах бывает меньше хитина, чем производных протеинов, что прочность экзокутикулы связана не со степенью хитинизации, а с качеством протеинов. В главе подробно разобраны различные придатки кутикулы (выросты, хеты, чешуйки и т. п.) и освещены химические и физические основы окраски насекомых.

В последующих главах подробно разбирается морфология отдельных тагм (голова, грудь, брюшко) насекомых. В них детально прослеживаются модификации строения различных придатков в разных отрядах насекомых и наиболее интересные частные случаи отклонений от обычного для отряда типа. Так, подробно проанализировано сравнительное строение ротового аппарата насекомых, разобраны случаи его редукции (у микроптеригид, у поденок, у веерокрылых и т. д.). Подробно описано строение грудного отдела, различные функционально обусловленные типы ног и т. д. Структура и происхождение крыльев освещаются с позиций паранотальной теории, без достаточно подробного критического разбора других точек зрения. При разборе, например, строения ног у личинок разных групп насекомых автор делает экскурсы в область систематики. Отмечая сходство строения ног личинок жужелиц и махилиса, автор обоснованно критикует французского систематика Р. Жаннеля за раздробление семейства жужелиц и рассмотрение их как высшей группы жуков. Этот пример иллюстрирует, как тесно Я. Обенбергер увязывает изложение морфологического материала с проблемами близкой ему систематики.

Строение брюшка у насекомых Я. Обенбергер разбирает в свете классических построений Снодграсса, привлекая и данные многих других исследователей.

Оригинальные работы широко использованы автором при описании эндоскелета, в частности тенториума.

Железы насекомых, их морфологические типы, их типы по функциональным отправлениям описаны очень подробно. Мускулатура же описана очень кратко и поверхностно — глава о мускулатуре непропорционально мала в таком обстоятельном руководстве.

Типы строения пищеварительного тракта, модификации его строения, гистологическая структура отдельных участков и т. д. описаны с большой полнотой, в некоторых разделах с большей, чем в других руководствах. Однако физиология пищеварения, которой посвящено лишь шесть страниц, освещена очень поверхностно, хотя некоторые материалы, например по вырабатываемым мальпигиевыми сосудами ферментам, которые особенно важны для хищных форм, представляют несомненный интерес.

Дыхательная система разобрана детально — и строение дыхалец, и строение трахейных стволов, и строение трахейных окончаний. В этом разделе обильнее и физиологические данные, освещенные в основном по работам Уигглсуорса и его школы.

Кровеносная система описана кратко и поверхностно, в общей форме, как в руководстве по зоологии. Жировому телу посвящено лишь полторы страницы, причем функциональное значение этого мультифункционального органа разобрано очень поверхностно, без учета новых исследований. Выделительная система (стр. 573—579) описана также непропорционально кратко и стандартно. Явления криптонефрии, функциональные особенности выделительной системы в разных группах насекомых не освещены.

Нервная система, строение ее центральных и периферических отделов освещены в основном по Снодграссу. Органы чувств описаны подробно, разобраны даже такие, которые трудно встретить в других руководствах, например органы равновесия личинок типулид.

Для иллюстрации разделов об органах чувств привлечены материалы из многих оригинальных источников.

Описания половой системы краткие и содержат самый банальный материал. Последняя краткая глава по эмбриологии также не представляет интереса.

В книге 894 рисунка, из которых значительная часть — оригинальных, исполненных автором и иллюстрирующих различные случаи необычного строения отдельных частей тела у малоизвестных, чаще тропических видов. Если бы эти отклонения рассматривались в связи с какими-либо морфо-функциональными или экологическими особенностями, такие рисунки представляли бы огромный интерес. Но, к сожалению, большинство подобных иллюстраций представляет только зарисовки морфологических курьезов и даже часто не находит обоснования в ссылках в тексте. Некоторые и заимствованные из других источников рисунки приведены без использования в тексте. Так, воспроизведены многие схемы строения трахейной системы поденок из прекрасной работы молодого чешского зоолога В. Ланды, однако эти рисунки органически не связаны с текстом. На стр. 262 приведен рисунок «необыкновенной формы переднегруди у саранчовых» в описании строения ног, но нигде в тексте нет ссылки на этот рисунок.

Недостаточные продуманность и связь с текстом богатого иллюстративного материала привлекают внимание даже при беглом ознакомлении с книгой и удивляют при ее внимательном штудировании. Зато очень доходчивы и могут легко быть использованы при преподавании цветные схемы, которыми тоже богато снабжена книга.

В общем же книга представляет капитальное руководство, написанное с учетом большого количества новейших данных и во многих частях оригинально построенное. К сожалению, книга — пример руководства по «классической» морфологии, написанного почти без привлечения физиологических и экологических данных для объяснения структур, чем она невыгодно отличается, например, от сходного по объему и профилю руководства нашего советского ученого Б. Н. Шванвича.

Я. Обенбергер, хотя и приводит в списке литературы наиболее обобщающие труды и руководства советских исследователей, в тексте этих трудов не использует. Это тем более досадно, что проф. Я. Обенбергер посвящает свою книгу памяти нашего известного энтомолога А. П. Семенова-Тян-Шанского, называя его «основателем современной энтомологии в СССР». Такое посвящение позволило бы ожидать от автора лучшего знакомства с работами советских авторов (чего — увы! — нет) и привлечения их материалов. Все же прекрасно изданное, обильно иллюстрированное, руководство Я. Обенбергера станет, без сомнения, настольной книгой многих энтомологов и за пределами Чехословакии. Богатство материала и широкое использование работ чешских исследователей дают основание на это рассчитывать.

М. С. Гиляров

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, **ЧАСТНАЯ ИХТИОЛОГИЯ**, изд. 2-е, исправленное и дополненное, Изд-во «Советская наука», М., 1954, 460 стр.

Рецензируемая книга представляет собой учебник для студентов-ихтиологов университетов, но одновременно является ценным пособием и для студентов-ихтиологов технических институтов, и для аспирантов, и для работников рыбного хозяйства. В книге описаны главнейшие группы рыб и круглоротых, как современных, так и ископаемых, причем даны характеристики 12 подклассов, 56 отрядов, 96 семейств. Преимущественное внимание уделено рыбам, которые водятся в водах СССР и имеют наибольшее промысловое значение. При описании каждой значительной группы подробно характеризуются анатомия типичных ее представителей, их внешние особенности, размеры, распространение и миграции, питание, размножение, рост и развитие, хозяйственное значение, способы промыслового лова. Подробно разбираются филогенетические отношения главнейших групп. Всем этим разделам предпослано введение, определяющее задачи, важнейшие понятия и теоретические установки современной ихтиологии. Книга снабжена множеством рисунков, подобранных в общем очень удачно, и обширным списком использованной литературы.

Хочется особенно подчеркнуть, что в «Частной ихтиологии» частное отнюдь не подавляет общего. В ряде случаев автор на примере отдельных групп рыб трактует общебиологические вопросы. Так, после описания семейства лососевых разбирается происхождение миграций проходных рыб; вслед за характеристикой подотряда харациновидных обсуждается значение порционного икрометания; в разделе, посвященном отряду большеротов, классифицируются глубоководные рыбы вообще.

Отмеченные достоинства присущи обоим изданиям рецензируемой книги. Но второе издание отличается рядом существенных дополнений и исправлений. Так, отмечена устрашающая окраска электрического ската (стр. 60), объяснено биологическое значение лобного выроста у самца химеры (стр. 65). Устранено неверное утверждение о якобы временном приклеивании к субстрату икры белуги и севрюги. Более правильно указан возраст полового созревания судака (стр. 316); сообщено, за какой именно срок каспийский судак съедает количество рыбы, равное его семикратному весу (стр. 317). Уточнена подпись под рис. 24. Заменены изображения некоторых рыб. Например, в первом издании на рис. 194 не было видно характерной для сайки изломанной боковой линии — рис. 201, помещенный во втором издании, позволяет хорошо рассмотреть ее. Добавлены изображения взрослой трески, современной кистеперой рыбы малании и некоторые другие. Перечень литературы пополнен более чем сотней новых источников, в частности значительно обогащена литература по рыбам северных морей.

В книге имеются, однако, и недостатки. Например, прекращение питания проходных рыб в реке автор объясняет необходимостью поддерживать высокое осмотическое давление (стр. 138 и 169). Это объяснение выглядит чисто умозрительным и кажется весьма спорным. В самом деле, во время нерестовой миграции прекращают питание и многие чисто пресноводные, и морские рыбы. С другой стороны, некоторые проходные рыбы питаются и в реке, например аральский усач, упомянутый автором на стр. 231—232.

Мне кажется, что автор несколько переоценивает роль физико-географических факторов в эволюции рыб. Так, появлению двоякодышащих рыб, по автору, способствовало сокращение площади открытых водоемов, в результате чего предки современных

Dipnoi были вынуждены уйти в болота (стр. 68). Следовательно, по автору, эволюционирующие формы не завоевывают активно новой среды, а вытесняются туда физико-географическими факторами. Интересно, какие именно факторы способствовали, по автору, возникновению летающих форм?

На стр. 39 утверждается, что в подклассе Arthrodira хорда остается нерасчлененной; на стр. 41 сказано, что у некоторых представителей этого подкласса имелись тела позвонков в виде колец. Но образование позвонков всегда связано с известным расчленением хорды.

У цельноголовой рыбы Hariotta было сжато дорсо-вентрально, а не с боков, как это утверждается на стр. 65.

На стр. 109 сказано, что океаническая сельдь по величине уловов занимает первое место — на стр. 130 та же роль приписывается тихоокеанской сардине.

Перечисляя на стр. 119 основные орудия речного лова каспийско-черноморских сельдей, автор почему-то умалчивает о плавных сетях.

Г. В. Никольский насчитывает в отряде щукообразных пять семейств (стр. 187), но называет только четыре; одно из ископаемых семейств (описанное в первом издании) пропущено.

Как пример карповой рыбы, питающейся растительностью, лучше было бы привести севанскую храмулю, а не всеядную красноперку (стр. 205, 215).

На стр. 299 автор искажает данные Н. А. Маслова, считая показателем жирности трески количество жира в печени. Между тем за показатель жирности трески (и других тресковых рыб) принято брать вес всей печени в процентах от веса рыбы. Автор вводит читателя в заблуждение и на стр. 306, объявляя треску менее глубоководной рыбой, чем пикша.

Характеристика рода судаков (стр. 316) начинается словами: «пресноводные и полупроходные рыбы» — непонятно, почему игнорируется морской судак.

Автор ни слова не сообщает о биологическом значении таких интересных органов, как огромный спинной плавник у рыбы-парусника, длинные рострумы у меч-рыбы, пилы-рыбы, пилоноса. Следовало бы ввести в книгу хотя бы предположительное истолкование роли этих органов. Ведь автор нашел возможным предположительно объяснить роль необыкновенно длинного хвоста морской лисицы (стр. 55).

Принятая в книге система рыб во многом отступает от системы, предложенной Л. С. Бергом и получившей признание в работах ряда ихтиологов, главным образом ленинградских (Е. К. Суворов, А. Н. Световидов, А. П. Андрияшев). Мне кажется, однако, что автор рецензируемой книги совершенно прав, считая щукообразных самостоятельным отрядом, тунцевидных низводя в ранг подотряда, а цельноголовых — в ранг подкласса. Можно возражать лишь против отдельных деталей системы. Так, едва ли обоснованно объединение трески и пикши в один род: и по морфологии, и по биологии эти рыбы различаются между собой значительно больше, чем, например, окунь и берш или лещ и густера. Досадную неточность допускает автор (в обоих изданиях книги), называя беломорскую сельдь Clupea harengus maris-albi вместо Clupea harengus pallasi n. maris-albi. На первый взгляд эта ошибка может показаться несущественной, а между тем правильное латинское название беломорской сельди говорит о ее близости к сельди тихоокеанской, о разорванном ареале, об истории расселения вида.

Непонятно, почему в обоих изданиях автор рыбу Megalops называет «тарпун», а не «тарпон». Английское название этой рыбы — tarpon, старое латинское название — Tarpon, в некоторых русских книгах также принято написание «тарпон».

Рассматривая волжскую сельдь и сельдь-черноспинку как разные виды, автор воскрешает взгляд, давно отвергнутый систематиками.

Трудно согласиться с объединением кистеперых и совершенноротых рыб в один подкласс, в то время как двоякодышащие выделены в другой. Кистеперые, несомненно, стоят ближе к двоякодышащим: эти группы сходны по строению чешуи и скелета конечностей, костям щечной области черепа, наличию хоан и двух спинных плавников (у исходных форм). Данные палеонтологии тесно связывают кистеперых с двоякодышащими; филогенетическая близость этих групп иллюстрирована и рис. 48 рецензируемой книги. Правда, современные двоякодышащие отличаются от прочих костных рыб автостилическим черепом. Но характер причленения верхней челюсти может варьировать в пределах даже очень узкой систематической категории — например, в подотряде Heterodontoidei двум семействам свойствен амфистилический череп, третьему — гиостилический.

Латинские названия рыб в книге приводятся в сопровождении фамилии впервые описавшего их зоолога; однако это правило почему-то нарушено на страницах 48—49, 403—405 и некоторых других.

Как уже упомянуто, рисунки подобраны в общем весьма удачно. Тем досаднее, что не удалось найти хороших изображений полярной акулы, песчанки, карепроктуса и некоторых других рыб. Непонятно, почему нельзя было изготовить оригинального рисунка колючей акулы — рыбы, распространенной почти во всех наших морях. Помещенный на стр. 56 весьма посредственный рисунок колючей акулы заимствован из книги Эренбаума, который, в свою очередь, взял его из книги Смитта. Приходится также пожалеть, что не нашлось места для рисунков рыб, интересных по своему внешнему облику (молот-рыба, морской конек и др.). Под рисунком голого османа (стр. 241) следовало указать, самец это или самка: особи разных полов у этой рыбы отличаются по внешнему облику.

Удручает огромное количество опечаток, допущенных в рецензируемой книге. Особенно досадны опечатки в латинских названиях рыб. В первом издании было дано неверное написание видового названия гурами; в текст второго издания внесено исправление (вместе с новой опечаткой), но в алфавитном указателе сохранилось ошибочное написание (ср. стр. 343 и 448).

Алфавитный указатель латинских названий вообще составлен крайне небрежно; он пестрит ошибками, пропусками, неверными ссылками, нарушениями в последовательности названий. Опечатки имеются также в списке литературы, в оглавлении и даже... в списке замеченных опечаток.

Все перечисленные недостатки легко могут быть устранены при последующих переизданиях рецензируемой книги. В целом «Частная ихтиология» заслуживает самой высокой оценки со стороны ихтиологов любого профиля, работников рыбного хозяйства, учащихся и преподавателей высшей школы.

К. Г. Константинов

ДЯДЕЧКО Н. П., **КОКЦИНЕЛЛИДЫ УКРАИНСКОЙ ССР**, Изд-во АН УССР, Киев, 1954, 156 стр.

Рецензируемая книга представляет первую крупную работу, посвященную кокцинеллидам (божьим коровкам) Европейской части СССР, и этим в значительной мере заполняет пробел, существовавший в отечественной энтомологической литературе в отношении этой практически важной группы жуков.

В книге рассмотрен 71 вид кокцинеллид (не 72, как сказано на стр. 5), встречающихся на территории Украины (Крымская область еще не включена), причем в это число входят практически все виды коровок Европейской части СССР, кроме ее крайнего юго-востока и Кавказа.

Книга включает список видов (со сведениями об их биологии и географическом распространении в УССР), морфологический очерк, в котором особое внимание уделено строению брюшка и гениталий, раздел, посвященный основам систематики кокцинеллид, таблицы для определения родов и видов и их описания, а также большой биологический и экологический материал, имеющий значительную ценность для практики. Особенно интересны данные по кормовой специализации хищных видов кокцинеллид, по их роли в уничтожении вредных видов червецов, тлей и клещиков в условиях Украинской ССР, а также по распределению коровок по стациям и природным зонам. Собраны также сведения о естественных врагах коровок.

Важным достоинством книги являются хорошо составленные, удобные для пользования определительные таблицы. В большинстве тщательно и полно описаны виды. Большой интерес представляет также накопленный автором обширный фактический материал по распространению кокцинеллид на территории Украинской ССР, что позволило заметно расширить список видов, известных с этой территории.

Наконец, нужно отметить хорошо аргументированные изменения, внесенные автором в систематику кокцинеллид и основанные на исследовании как морфологии имагинальной фазы (в частности гениталий), так и строения личинок и куколок. Вполне обоснованным кажется, например, выделение трибы Stethorini для своеобразного, морфологически и биологически обособленного рода Stethorus, виды которого являются важнейшими естественными врагами паутинных клещиков. Заслуживают внимания также разделение на трибы подсемейства Subcoccinellinae и особенно предложенная автором группировка триб подсемейства Coccinellinae и схема соотношений между трибами (стр. 42—46). К сожалению, сам автор в дальнейшем тексте не придерживается этой схемы и располагает роды примерно в той же последовательности, как в известном определителе Рейттера «Fauna Germanica».

Интересная и полезная, книга Н. П. Дядечко не свободна, однако, от ряда серьезных недостатков. Из них на первом месте нужно назвать низкое качество многих иллюстраций, в особенности тотальных рисунков жуков, которые зачастую совершенно искажают облик и пропорции изображаемого вида, лишь грубо передавая схему его окраски. Это относится в особенности к рисункам 35, 45, 49, 63, 75, 95, 117, 121, 125—128, 142 и 153. Многочисленные рисунки гениталий сделаны, повидимому, по сухим препаратам, причем автор не потрудился разобраться точно в морфологии. Рис. 129 перевернут. Совершенно отсутствуют рисунки личинок (единственное исключение — рис. 175, очень схематично изображающий личинку Stethorus punctillum Ws.). Почти нет также и описаний личинок отдельных видов, даже таких хорошо изученных и обычных, как Coccinella septempunctata L. или Adalia bipunctata L.

Многочисленны стилистически неудачные фразы и определения. Так, на стр. 45 сказано: «Основными пищевыми комплексами их хозяев являются тли». Бо́льшая часть видов кокцинеллид характеризуется как «умеренно выпуклые», причем эта характеристика прилагается, с одной стороны, к таким, действительно лишь умеренно выпуклым формам, как виды Adalia, с другой — к сильно выпуклым, почти полушаровидным видам Chilocorus и Coccinella septempunctata L. Довольно много и опечаток, особенно в латинских названиях (приводить список их здесь едва ли целесообразно).

Имеются также редакционные погрешности. Например в табл. 9 (стр. 25) Synharmonia conglobata L. приведена дважды, под № 16 и 19, причем во второй раз в ошибочной транскрипции. В табл. 1 фигурирует в качестве самостоятельного вида Coccinella pontica Dobrzh., однако в дальнейшем эта форма нигде не упоминается; по мнению ряда авторов, она является лишь вариететом Coccinella undecimpunctata L. О Coccinella hieroglyphica L. на стр. 10 сказано: «Повсеместно. Редко», а на стр. 129 — «Повсеместно, обычный вид». На стр. 26 указано, что «эндемичные виды кокцинеллид на Украине неизвестны», а на стр. 125 о Coccinella lutschniki Dobrzh. говорится: «известен только в Украинской ССР». Можно привести еще ряд подобных противоречий.

Кажутся неудачными некоторые из предлагаемых автором русских названий кокцинеллид. Так, Stethorus punctillum Ws. назван «коровка точечная» — лучше было бы «точковидная». Lithophilus connatus Panz. правильнее назвать «коровка лишайниковая», а не «коровка мховая». Для Coccidula rufa Hbst. больше подошло бы название «коровка рыжая», а не «розовая», а для Coccidula scutellata Hbst. кажется неоправданным название «коровка пращевая». Rhizobius chrysomeloides Hbst. назван «коровка айвовая», хотя этот вид, по словам автора, встречается в сосновых насаждениях. Semiadalia notata Laich. лучше было бы назвать «семиадалия меченая», а не «приметная». Для Synharmonia lincea A. Ol. предложено название «синтармония Линкея», представляющее лишь неточную транскрипцию латинского названия этой коровки.

При русификации латинских названий мужского рода везде сохранено окончание «ус», которое обычно отбрасывается, поэтому роды Chilocorus и Exochomus именуются «хилокорус» и «экзохомус», хотя для них уже давно приняты названия «хилокор» и «экзохом».

В разделе, посвященном строению гениталий, совершенно необходимо сказать о методике их извлечения и изготовления препаратов, что сильно облегчило бы использование приводимых автором данных.

В главе «Систематика кокцинеллид» (стр. 40—45) автор оперирует данными лишь о видах и родах, приведенных в прекрасной работе Якобсона «Жуки России и Западной Европы», совершенно не используя всесветный каталог коровок в серии Юнка и Шепклинга (R. Korschefsky, Coccinellidae, Berlin, 1931—1932). Это привело его к фактическим ошибкам, например в отношении состава подсемейства Subcoccinellinae (= Epilachninae), которое состоит не из пяти, а по меньшей мере из девяти родов, причем наиболее богатый видами род Epilachna распространен, помимо указанных автором Европы и Азии, также во всех тропических и субтропических областях земного шара.

Многочисленные замечания вызывает список литературы. Ни для одного издания в нем не приведены страницы, а во многих случаях не указано и место издания. Очень много в нем ошибок и опечаток. Так, Ф. Кеппен назван «Кепин» (стр. 155), В. Л. Кушев — «Кущев» (там же); Е. С. Миляновский именуется «Милановский», а его статья «Значение энтомофагов для численности некоторых вредных насекомых Абхазии» цитируется «Значение энтомологии...»; «Русское энтомологическое обозрение» цитируется «Рус. энтом. обзор, 1913». Вызывает возражения и самый состав списка. В нем почти отсутствует фаунистическая литература, посвященная Украинской ССР (например списки Гохгута, Черкунова и др.), но в то же время приводится ряд работ, имеющих к теме книги весьма отдаленное отношение, например статья Боголюбовой и Гранатовой «К физиологии хлопчатника, пораженного паутинным клещиком», и т. п. Почти нет ссылок на зарубежные работы, кроме нескольких определителей (не указаны даже упомянутый выше каталог кокцинеллид Коршевского и каталог палеарктических жуков Винклера).

Ряд серьезных упреков должен быть высказан и в адрес издательства АН УССР. Книга недостаточно тщательно отредактирована, небрежно оформлена. Она издана на плохой бумаге, без переплета, который так необходим для подобных изданий справочного типа. Такая важная часть книги, как определительные таблицы, дается петитом. Отсутствует в книге крайне необходимый алфавитный указатель.

Перечисленные недостатки не обесценивают нужной и ценной работы Н. П. Дядечко, но заметно усложняют пользование ею. При подготовке последующих изданий, посвященных фауне Украинской ССР, необходимо стремиться к ликвидации подобных дефектов.

О. Л. Крыжановский

СОДЕРЖАНИЕ

Гиляров М. С. Энтомологические проблемы, связанные с новой системой обработки почв 241
Канаев И. И. Гёте как морфолог 248
Викторов Г. А. К вопросу о причинах массовых размножений насекомых . . 259
Пирожников П. Л. К вопросу обогащения кормовой фауны озер и водохранилищ 267
Лукин Е. И. К фауне пиявок бассейна реки Амура 279
Амосова И. С. О нахождении метацеркарий дигенетических сосальщиков в некоторых полихетах Баренцова моря 286
Гусев А. В. Ancyrocephalus (s. l.) vanbenedenii (Par. et Per.) (Monogenoidea) и его географическое распространение 291
Земская А. А. Гамазоидные клещи — паразиты большой песчанки (Rhombomys opimus Licht.) 295
Преображенская Н. К. и Преображенский А. А. Опыт лабораторного культивирования некоторых видов гамазовых клещей — эктопаразитов грызунов 300
Тамарина Н. А. Состав и происхождение фауны желтой акации (Caragana arborescens Lam.) в степях Европейской части СССР 304
Дизер Ю. Б. О физиологической роли надкрылий и субэлитральной полости у степных и пустынных чернотелок (Tenebrionidae) 319
Березина В. М. Зависимость периодичности лётных лет восточного майского хруща от динамики его численности 323
Соколов А. М. Наблюдения над кольчатым шелкопрядом в центральной полосе Европейской части СССР (1950—1952 гг.) 329
Смирнов Е. С. Новый вид Chlorops Mg. (Diptera) 334
Мариковский П. И. Новые галлицы рода Asiodiplosis Marik. (Diptera, Itonididae) из пустыни Казахстана 336
Коломиец Н. Г. Лиственничная галлица — Dasyneura laricis F. Lw. (Diptera, Cecidomyidae) в лесах Сибири 347
Балашов Ю. С. Смещение температурных границ холодового и теплового оцепенения у комнатной мухи под влиянием изменений температуры окружающей среды 351
Яхонтов В. В. Артроподоценоз люцернового поля на севере Узбекистана. I. Отряд Aranei — пауки 359
Константинов К. Г. Выявление потенциальных возможностей питания рыб путем морфологического анализа (преимущественно на примере окуневых) . 365
Леванидов В. Я. Питание и рост мальков кеты в пресных водах 371
Зайцев Ю. П. К методике сбора пелагической икры рыб в опресненных районах моря 380
Акад. Шмальгаузен И. И. Жабры и жаберные перегородки амфибий . . . 383
Бибиков Д. И. и Бибикова В. А. К изучению каменки-плясуньи и ее эктопаразитов 399
Иваненко И. Д. О численно прогрессирующих видах птиц в древесных насаждениях степи 408
Халилов Ф. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания 415
Васин Б. Н. Новый вид серой полевки с Сахалина (Microtus sachalinensis, sp. n.) 427
Снигиревская Е. М. Данные по питанию и колебаниям численности желтогорлой мыши в Жигулях 432
Лавров Н. П. Динамика ареала и промыслового значения ондатры в СССР . 441
Исмагилов М. И. О спячке суслика-песчаника (Citellus maximus Pall.) на острове Барса-Кельмес 454
Верещагин Н. К. Кавказский лось (Alces alces causicus N. Ver. subsp. nova) и материалы к истории лосей на Кавказе 460
Акад. Павловский Е. Н., Олсуфьев Н. Г., Ананьин В. В. О поездке в Чехословацкую республику 464

Краткие сообщения

Кузнецов П. К. К вопросу о перезимовке клещей Ixodes ricinus L. в природных условиях Воронежской области 469
Деревягин П. Я. Оседание сибирского щегла на гнездовье в Алма-Ате . . 470
Лихачев Г. Н. Мышевидные грызуны и искусственные гнездовья для птиц . 471

Рецензии

Т-00176 Подписано к печати 4.IV. 1955 г. Тираж 3560 экз. Зак. 1027
Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бум. л. 7½ Печ. л. 20,55 Уч-.изд. л. 22,2

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 22 руб. 50 коп.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Зоологический журнал» печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам теоретической и практической зоологии. Особое внимание журнал уделяет зоологическим проблемам, связанным с сельским хозяйством и здравоохранением, а также с вопросами рыбного и пушного хозяйства.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки, разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающие на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински, например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински, например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов (1932) или Браун (Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция «Зоологического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.